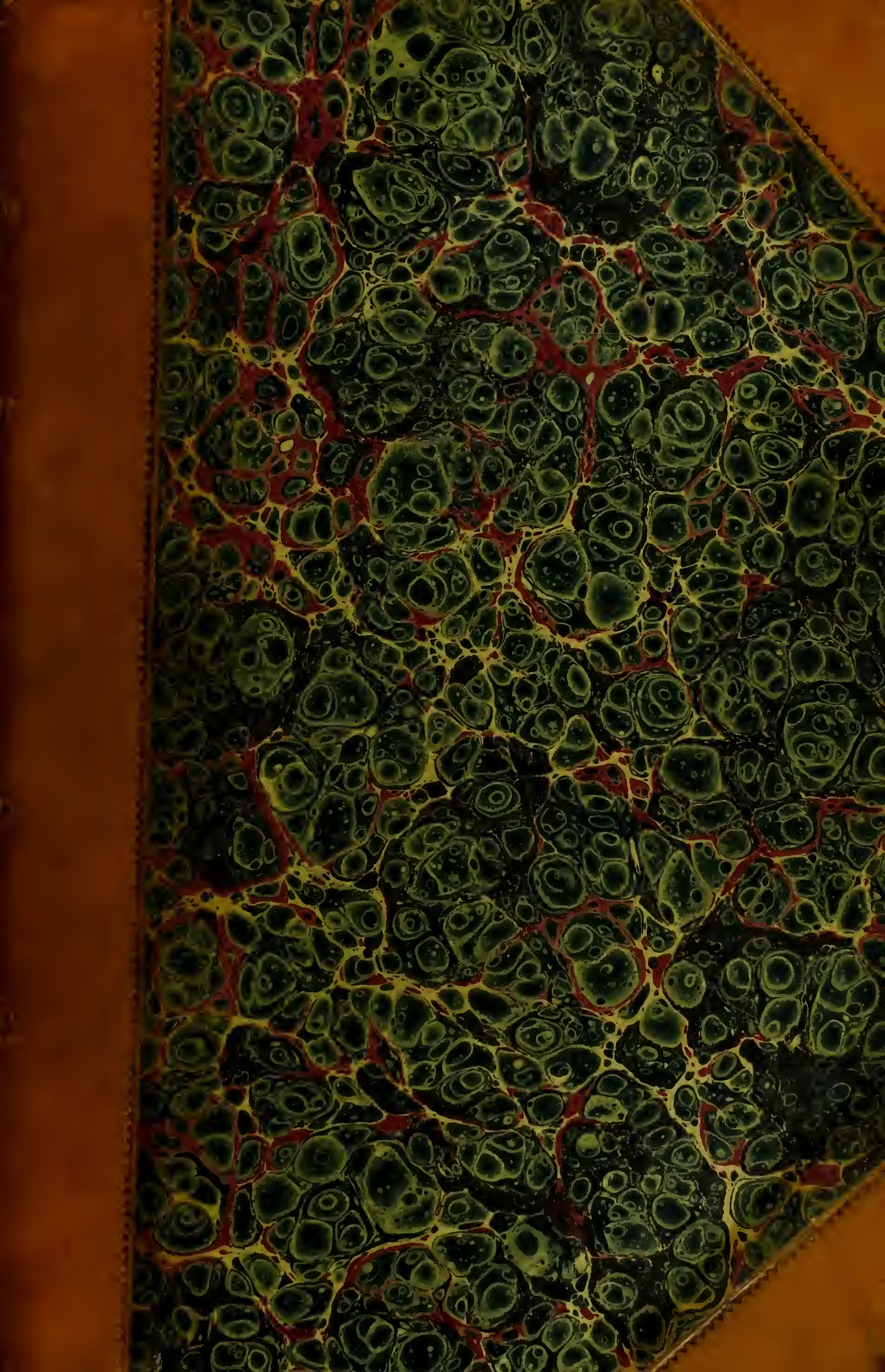
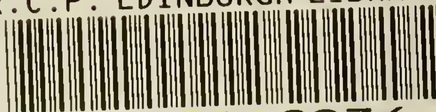


28. 42



DIE
VERWANDTSCHAFTSBEZIEHUNGEN
DER
GEGLIEDERTEN THIERE.

UNTERSUCHUNGEN

VON

C. SEMPER.

Die Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen.
Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere.

(Sep.-Abd. aus SEMPER: Arbeiten a. d. zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. II. Bd.)

WÜRZBURG.
DRUCK UND VERLAG DER STAHEL'SCHEN BUCH- & KUNSTHANDLUNG.
1875.

Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen.

Von

C. SEMPER.

(Mit Taf. I bis III.)

1. Geschichtlich-kritisches.

Es gelten jetzt eben so allgemein die Ascidien als die Uebergangsglieder zwischen Wirbellosen und Wirbelthieren, wie man bis auf *Kowalevsky* und *Kupfer* zwischen ihnen eine durch keine Brücke zu verbindende Kluft annahm. Mit autokratischer Sicherheit sagt *Häckel* in seiner Schöpfungsgeschichte (4. Aufl. p. 466): „Unter allen uns bekannten wirbellosen Thieren besitzen die Mantelthiere *zweifelsohne die nächste Blutsverwandtschaft* mit den Wirbelthieren und sind als nächste Verwandte derjenigen Würmer zu betrachten, aus denen sich dieser letztere Stamm entwickelt hat". Fraglich bleibt dabei nur, ob dieser hypothetische Wurmstamm der Wirbelthiere nach seiner Meinung auch in ausgebildeter Gestalt und Organisation den jetzt lebenden Ascidien geglichen habe. Weniger unbestimmt drückt sich schon *Gegenbaur* in seiner sogenannten vergleichenden Anatomie[1]) (2. Aufl. p. 576) aus. Die Bedeutung seiner Auffassung macht es nöthig, hier den ganzen bezüglichen Satz wörtlich zu copiren. *Gegenbaur* sagt: „Durch die Lagerungsbeziehungen der Hauptorgansysteme werden verwandtschaftliche Beziehungen zu gewissen Stämmen der Wirbellosen gänzlich ausgeschlossen, vor Allem sind das Mol-

[1]) Sie ist nemlich nichts weiter, als ein vorwiegend anatomisches Lehrbuch der Zoologie mit theilweiser Auslassung des systematischen Theils.

lusken und Arthropoden. Dagegen finden sich unter den Würmern bereits Zustände vor, an welche die Wirbelthiere sich anknüpfen lassen. Bei den Tunicaten ist die Lagerung des Nervensystems zur Athmungshöhle und zum Darmkanal eine gleiche, sowie auch die erste Anlage des Nervencentrums mit jener der Wirbelthiere übereinkommt, und auch ein Axenskelett besteht wenigstens für einen Körperabschnitt im Larvenzustande (der Ascidien) in derselben Form, wie es bei allen Wirbelthieren anfänglich auftritt (Chorda dorsalis) und bei vielen persistirt."

„Diesen übereinstimmenden Verhältnissen stellt sich als bedeutendste Eigenthümlichkeit der Wirbelthiere die Gliederung des Körpers gegenüber, durch die jedoch eine Ableitung niederster Wirbelthierformen von *den Ascidien verwandten* Organismen keineswegs ausgeschlossen wird, da der gegliederte Körper einen ungegliederten Zustand als nothwendig voraussetzt. So geht auch bei allen Wirbelthieren der durch die Urwirbelbildung sich äussernden Gliederung ein Entwicklungsstadium voraus, in welchem eine ungetheilte Leibesanlage besteht, die mit jener durch *Kowalevsky* für Ascidien nachgewiesenen Form bedeutungsvolle Uebereinstimmung zeigt. In dem ungegliederten Organismus der Ascidien lässt sich zum gegliederten Körper der Wirbelthiere dasselbe Verhältniss erkennen, wie es zwischen andern ungegliederten Würmern (z. B. den „Plattwürmern) zu andern gegliederten Organismen (Annulaten und Arthropoden) besteht. Während diese jedoch sich nur in geringerem Grade von den Stammformen entfernen, sondert sich der Wirbelthierorganismus durch bedeutende, alle Organsysteme betreffende Differenzirungen von seinen den Würmern zugerechneten Stammformen, so dass wir nur durch die Vergleichung seiner niedersten Zustände die bestehenden Anschlüsse gewahr werden."

Wir können hieraus mit Sicherheit entnehmen, dass nach *Gegenbaur* die Stammform, durch welche die jetzt lebenden Wirbelthiere und Wirbellosen hypothetisch zu verbinden wären, keinesfalls gegliederte Würmer hätten sein können, und mit Wahrscheinlichkeit, dass er sie sich als Ascidien-ähnlich denkt. Nothwendige, auch in dem letzten Satz deutlich ausgesprochene Consequenz dieser Anschauung ist die Annahme, dass nur während des ungegliederten Zustandes des Wirbelthierembryos diejenigen Charactere vorhanden seien, welche die Verwandtschaft zwischen ihnen und den Wirbellosen (d. h. den Ascidien) erkennen lassen.

Man hat bisher bei der Vergleichung der ersten Embryonalstadien der Wirbelthiere und Ascidien vorzugsweise Gewicht gelegt auf die gleiche Bildung des Nervensystems und die gleiche Lagerung der Chorda zwischen diesem und dem Darmrohr. Die Berechtigung zu solchem Vergleich wird freilich von Einigen (*Mecznikoff* und *v. Baer*) bestritten; es

wird behauptet, die Chorda der Ascidienlarven sei keine solche und es wird nachzuweisen versucht, dass das Nervenrohr derselben nicht auf dem Rücken — wie bei den Wirbelthieren — sondern auf dem Bauche liege. Dass die Chorda der Ascidienlarven in ihrer Structur nicht unwesentlich von derjenigen der Wirbelthierembryonen abweicht, lässt sich allerdings nicht bestreiten; indessen stimmen sie beide in ihrem ersten Entstehen doch so sehr überein, dass man den Vergleich mit einigem Grunde aufrecht erhalten kann, trotzdem sie in ihrer weiteren Umbildung weit auseinander gehen. Die zweite Behauptung dagegen, dass das Nervenrohr (und später das Ganglion) der Ascidien auf dem Bauche liege, also nicht dem Rückenmark der Wirbelthiere zu vergleichen sei, beweist gar nichts, da Bauch und Rücken überhaupt gar keine morphologischen Begriffe sind. Es kann also auch die alte Vergleichung nach wie vor festgehalten werden. *Kowalevsky* zieht aber noch einen dritten Punkt heran, um die Uebereinstimmung in der Entwickelung der Wirbelthiere und Ascidien zu beweisen; er weist auf die grosse Aehnlichkeit in der Bildungsweise des Kiemensackes der letzteren und der ersteren — speciell der Fische — hin.

Während die beiden ersten Puncte — Aehnlichkeit der Bildung des Nervenrohrs und der Lagerung der Chorda — sich dem *Gegenbaur*'schen Satze fügen, dass nur durch die Vergleichung des niedersten (ungegliederten) Zustandes des Wirbelthierembryo's die bestehenden Anschlüsse zu erkennen wären, tritt ihm der dritte schroff entgegen; denn es bildet sich bei den Wirbelthieren die Kiemenhöhle mit ihren Kiemen später, als die Urwirbel und die Mehrzahl der aus diesen hervorgehenden Glieder. Dahin gehört, ausser den Muskelsegmenten, den sie trennenden Septen bindegewebiger Natur und den Spinalganglien, vor Allem die von Anfang an gegliederte Anlage des Drüsentheils der Urniere. Um also die Aehnlichkeit in der Entstehung des Kiemensacks der Ascidien und Fische mit *Kowalevsky* oder die Uebereinstimmung ihrer Lagerung zum Nervensystem und zum Darmcanal mit *Gegenbaur* (vergl. Anat. 2. Aufl. p. 576) als Beweismittel für die nahe Stammesverwandtschaft der Ascidien und Wirbelthiere gelten lassen zu müssen, sollte vorher der Widerspruch beseitigt worden sein, welcher darin liegt, dass bei der einen Thiergruppe der Kiemensack direct in der ungegliederten Larve entsteht, bei der andern dagegen erst dann, wenn der ganze Thierkörper seine „bedeutendste Eigenthümlichkeit" (*Gegenbaur*) nemlich die Gliederung seiner wesentlichsten formbestimmenden Theile erfahren hat. Die Beseitigung dieses Widerspruchs könnte in doppelter Weise geschehen. Es wäre einmal denkbar, dass auch bei den Ascidienlarven eine nur schwach angedeutete Gliederung in übereinstimmender Weise wie bei den Wirbelthieren vor Bildung des Kie-

mensacks aufträte, um rasch wieder zu verschwinden; oder es wäre möglich, dass es wirbellose Thiere gäbe, welche mit den Wirbelthieren und Ascidien zusammen die gleiche Bildungsweise des Nervensystems und der Chorda im ursprünglich ungegliederten Stadium aufwiesen, zugleich aber auch im ausgebildeten gegliederten Zustande Glieder und Lagerungsbeziehungen derselben zeigten, welche denen des Urwirbelzustandes der Wirbelthiere direct zu vergleichen wären. Im ersteren Falle würden die Ascidien nach wie vor die *nächsten* Blutsverwandten (*Haeckel*) der Wirbelthiere bleiben, im letzteren würden sie diesen Vorrang einer andern Thiergruppe abtreten müssen.

Sicher festgestellte Thatsachen, welche zur Annahme der ersten Alternative zwängen, liegen nicht vor. Zwar hat *Kupfer* [1]) bei Ascidia mentula in regelmässigen Abständen vom Rückenmark entspringende Spinalnerven beschrieben; indessen würden sich diese im Verlauf der weiteren Entwickelung zu Grunde gehenden Nerven nur dann mit den Spinalnerven der Wirbelthiere vergleichen lassen, wenn nachgewiesen wäre, dass sie den Typus derselben trügen, also aus 2 Wurzeln entsprängen, was aber nicht der Fall ist, und wenn zweitens zu erweisen wäre, dass sie aus Ursegmenten der Larve gerade so entstünden, wie die Spinalganglien der Wirbelthiere aus ihren Urwirbeln. Von ursprünglich im Schwanz der Ascidienlarven zur Ausbildung der einzelnen Glieder auftretenden Ursegmenten (= Urwirbeln) hat aber bis jetzt kein Beobachter das Mindeste mitgetheilt. Diese einzige, ausserdem immer noch der Bestätigung harrende Beobachtung von drei in gleichen Abständen aufeinanderfolgenden Nervenpaaren am Schwanze der Larve von Ascidia mentula kann ich daher, selbst wenn sie bestätigt werden sollte, unter keinen Umständen als Beweis für eine zeitweilige Gliederung ihres Körpers ansehen. Noch weniger könnte ich es mir gefallen lassen, wenn man die Redensart des Haeckelismus „Fälschung der Ontogenie“ anwenden wollte; denn das hiesse eben nur im Interesse einer vorgefassten Meinung allerlei Kunstgriffe anwenden, deren Beweiskraft für jene zu beweisende Ansicht selbst noch durchaus problematisch wären.

Es gilt mir also, im Sinne wahrer Naturforschung, nach den vorliegenden Beobachtungen für ausgemacht, dass im Entwickelungsgange der Ascidien niemals ein gegliederter Larvenzustand eintritt, welcher als Ausgangspunct für die Fortbildung zu einem Wirbelthier angesehen werden könnte.

---

[1]) *Kupfer*, Zur Entwickelung der einfachen Ascidien. Schultze's Archiv 1872. Bd. 8. p. 392. Fig. 9.

Es bleibt somit nur noch die zweite Frage zu untersuchen: gibt es Thiere, welche einerseits in der ersten ungegliederten Larvenform die gleiche Entwickelung des Nervensystems und die gleiche Lagerung einer Chorda aufweisen, wie sie den Wirbelthieren und Ascidien gemeinsam zukommen? und welche andrerseits durch Ausbildung von Ursegmenten und deren typischen Gliedern sich enger an den Urwirbelzustand der Wirbelthiere anschliessen, als es die Ascidien thun? Ich glaube diese Fragen, namentlich die letztere, auf's Entschiedenste bejahen zu müssen.

Diese bejahende Antwort wird motivirt durch den von mir jetzt gleich zu liefernden Nachweis von echten Segmentalorganen bei Haifischen. Ehe ich jedoch die Begründung durch Beobachtungen zu geben unternehme, muss ich abermals einige Aeusserungen von *Gegenbaur* kritisiren, da es scheinen könnte, als habe dieser Zoologe bereits vor langer Zeit die wirklichen Segmentalorgane der Wirbelthiere gekannt. Ich adoptire dabei einstweilen den unpassenden Ausdruck Segmentalorgane, da er sich allmälig in der Zoologie für die bei vielen Wirbellosen vorkommenden und meist ähnlich gebauten Drüsen eingebürgert hat, als deren wesentlichste Eigenthümlichkeiten ein in die Leibeshöhle sehender Wimpertrichter, ein drüsiger Abschnitt und ein nach aussen oder in die Cloake sich öffnender Ausführungsgang zu betrachten sind.

Gegenbaur sagt (vergl. Anat. 2. Aufl. p. 864) wörtlich Folgendes: „Die Einrichtung des primitiven Harn- und Geschlechtsapparates der Wirbelthiere ergibt einige Anhaltspunkte zur Vergleichung mit den in niederen Abtheilungen, vorzüglich bei Würmern, bestehenden Verhältnissen. Als einfachstes Schema können wir für erstere jederseits einen Canal annehmen (den Urnierengang), der an seiner Wandung excretorische Röhrchen sprossen lässt. Die Beziehung dieses Urnierenganges zu den Keimblättern ist noch unsicher, doch weisen die meisten Angaben darauf hin, dass er nicht aus dem das primitive Integument herstellenden äusseren Keimblatt, dem Hornblatt, hervorgeht. Wenn er auch nicht aus diesem sich bildet, so nimmt er anfänglich dicht unter ihm liegend eine oberflächliche Lage ein, die an die Lage der Excretionsorgane mancher Würmer (Nematoden) erinnert, und von der aus die Wanderung in die Leibeshöhle allmählig vor sich geht. Der Canal öffnet sich vorne bei einem Theile (manchen Amphibien) in beiden Geschlechtern in die Leibeshöhle.

---

[1]) Die abgekürzte Darstellung in dem 1873 erschienenen „Grundriss der vergleichenden Anatomie" braucht hier nicht berücksichtigt zu werden, da sie im Wesentlichen übereinstimmt mit derjenigen im „Grundriss".

Bei erster Betrachtung erscheint es sehr zweifelhaft, ob eine solche, einmal thatsächliche vordere Oeffnung des Urnierenganges als primärer oder secundärer Zustand zu beurtheilen sei, zumal sie nur bei Einigen erkannt ist, allein eine von *M. Schultze*[1]) angeführte Beobachtung vom Vorkommen wimpernder, rinnenartiger Organe bei jungen Cyclostomen, an derselben Stelle, wo bei den Amphibien der vordere Knäuel der Urniere liegt, deutet auf eine am Vorderende des Urnierenganges in sehr frühen Zuständen bestehende Complication, die auf offene Mündungen bezogen werden kann. Genauere Prüfungen müssen den Nachweis liefern, ob jene Vermuthung richtig ist. Sollte sie sich rechtfertigen, so wäre eine bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Schleifencanälen der Würmer gefunden, und wir hätten hier wie dort mit inneren Mündungen beginnende Canäle, welche an ihrer Wandung einen excretorischen Apparat tragen, und neben anderen, vielleicht auf Regulirung einer Wassereinfuhr etc. gerichteten Funktionen, auch solche zu den Generationsorganen besitzen, indem sie Ausführwege der Geschlechtsprodukte herstellen. Als bedeudendste Verschiedenheit ergiebt sich ihr Verhalten zum Gesammtorganismus. Im gegliederten Körper der Würmer wiederholen sie sich für die einzelnen Metameren, während sie im Organismus der Wirbelthiere jederseits einheitlich bleiben, und der hier bestehenden Metamerenbildung nur durch Längsstreckung und durch Wiederholung der seitlichen excretorischen Schläuche (die die Masse der Urnieren zusammensetzen) angepasst sind."

Namentlich aus dem Schlusssatz geht hervor, dass nur die Urnierengänge gemeint sind und den Segmentalorganen der Würmer verglichen werden, nicht aber besondere nur etwa mit ihnen secundär in Verbindung tretende Organe, welche in segmentweiser Wiederholung als wirkliche Segmentalorgane zu bezeichnen wären. Auch das Heranziehen der *Schultze*'schen Beobachtung von wimpernden, rinnenartigen Organen bei jungen Cyclostomen beweist, da sie dem vorderen Knäuel der Urniere bei Amphibien verglichen werden, nicht, dass *Gegenbaur* wirkliche Segmentalorgane gemeint und gekannt habe, obgleich sie, wie nachher gezeigt werden wird, mit einigem Grunde den echten Segmentalorganen der Haie, nicht aber dem Trichterende des Urnierenganges zu vergleichen sind.

Andere Autoren, als *Gegenbaur*, haben meines Wissens nirgends auf die Möglichkeit des Vorkommens von Segmentalorganen bei Wirbelthieren hingewiesen; ebenso wenig liegen von irgend einer Seite Beobachtungen vor, welche sich (mit Ausnahme der von *Schultze* bei Cyclo-

---

[1]) Entwickelungsgeschichte der Petromyron Planeri 1856 p. 30.

stomen gemachten) auf die jetzt zu beschreibenden Segmentalorgane der Haifische mit einiger Sicherheit beziehen liessen.

Nichts desto weniger kommen solche sowohl bei Embryonen wie bei erwachsenen Haien beiderlei Geschlechts vor, bei manchen sogar in solcher Grösse, dass es unbegreiflich bleibt, wie sich diese Organe bisher gänzlich den Nachforschungen der Zoologen entziehen konnten. Da es sich hier nur um die Feststellung ihrer einfachsten Beziehungen handelt, so verschiebe ich die Schilderung ihres Verhaltens bei erwachsenen Thieren bis auf später.

II. Die Segmentalorgane der Haiembryonen.

1. Acanthias vulgaris.

Bei dem erwachsenen Dornhai von der Nordsee kommen, wie ich an lebenden wie in Spiritus ziemlich gut conservirten trächtigen Individuen habe feststellen können, vom After an bis zur Genitalfalte etwa stecknadelknopfgrosse mit deutlichen Oeffnungen versehene Trichter vor, welche sich links und rechts vom Mesenterium in jedem einzelnen Segment wiederholen. Sie sind ungleichmässig ausgebildet, d. h. die der einen Seite gehen etwas am Mesenterium hinauf, die der andern finden sich fast an der Insertionslinie des Mesenteriums; auch stehen sie sich nicht vollständig gegenüber, sondern die der einen Seite gehen gewöhnlich etwas weiter nach vorn oder hinten, als die der andern. Von jedem Trichter aus geht ein mit einfachem wimperndem Cylinderepithel ausgekleideter Canal schräg nach hinten, kreuzt hier den am Innenrande der Niere liegenden Eileiter und den feineren dicht neben diesem befindlichen Harnleiter. Sein Verhalten zu der Urniere war an den bisher darauf untersuchten erwachsenen Exemplaren nicht festzustellen; die Untersuchung von Embryonen lieferte hierüber jedoch vollen Aufschluss. Die Eileiter stehen bekanntlich mit der Niere in keiner Verbindung; sie münden in der Cloake neben der grossen Papille, welche an ihrer Spitze die Oeffnung des einfachen durch die Vereinigung der zwei eigentlichen Nierengänge entstandenen Harnleiters trägt.

In genau derselben Anordnung und Ausdehnung kommen diese Organe beim erwachsenen männlichen Dornhai vor und sie gehen, wie beim Weibchen, bis zur Genitalfalte hinauf. An dem Hinterrande der letzteren sind noch einige Trichter wahrzunehmen, weiter hinauf aber nicht mehr; dagegen kann man hier im Mesorchium verlaufend einzelne

Canäle wahrnehmen, welche nach ihrer Structur, Richtung und Aufeinanderfolge mit den dahinter liegenden und in Trichter übergehenden ziemlich übereinstimmen, und daher wohl aus solchen Trichtercanälen hervorgegangen sind. Dieselben nicht bis an ihr Ende zu verfolgenden Canäle finden sich im Mesoarium. Es ist wahrscheinlich, dass das hier bei Acanthias nur an der Genitaldrüse selbst sich findende epigonale Organ diesen Canälen seinen Ursprung dankt. Ursprünglich glaubte ich, wie aus meiner vorläufigen Mittheilung im medicinischen Centralblatt zu ersehen ist, aus gewissen gleich zu schildernden Befunden an Embryonen schliessen zu dürfen, dass der Samenleiter beim Männchen durch die Verschmelzung der sich umwandelnden Trichter entstünde; dies ist aber entschieden unrichtig. Ob derselbe, wie *Gegenbaur*[1]) will, aus dem ursprünglichen Urnierengang hervorgeht, also dem Eileiter homolog ist, bleibt vorläufig noch unentschieden und zugleich auch ziemlich unwahrscheinlich; in Bezug auf diesen Punct verweise ich auf eine zweite die Geschlechtsverhältnisse der Plagiostomen behandelnde Arbeit, welche demnächst erscheinen wird.

Ich schildere zunächst die Verhältnisse, wie sie bei den 2 jüngsten von mir untersuchten Embryonen erkannt wurden. Ich hatte dieselben im vergangenen Jahre in Chromsäure und absolutem Alkohol erhärtet, um sie zur Untersuchung der Eierstocksbildung sowie der Entstehung der Hautzähne verwenden zu können; sie waren so günstig erhärtet, dass ich im Stande war, ganz vollständige Reihen von Frontalschnitten herzustellen Sie waren (erhärtet) 27—28 mm. lang; wegen der geringen Grössenunterschiede waren sie ziemlich gleich weit ausgebildet. Daher wurde nur der eine in Frontalschnitte, der andre dagegen in Longitudinalschnitte zerlegt. Aufbewahrt wurden die Schnitte nach Färbung in Carmin oder Hämatoxylin in Canadabalsam; die Zeichnungen wurden mit der Camera genau nach den Belegstücken gemacht, doch habe ich das Epithel, auf dessen einzelne Elemente es bei dieser Untersuchung nicht sonderlich ankommt, etwas schematisch gehalten, um das Verständniss der Bilder zu erleichtern. Alles nicht streng zur Sache Gehörige — z. B. die Muskelblätter, Chordazellen, Chordascheiden, Blutzellen etc. — habe ich als unnützen Ballast gänzlich weggelassen.

---

[1]) *Gegenbaur*, Vergl. Anat. 2. Aufl. p. 872 „Von der Urniere ist wohl noch ein kleiner Theil in den Nebenhoden aufgegangen, ihr ursprünglicher Ausführungsgang bildet das Vas deferens“ und p. 867 „Die Ureteren . . . . treten mit einem gemeinsamen Gang, bei Selachiern und Ganoiden in Verbindung mit dem Ausführgang der männlichen Geschlechtsorgane zur hinteren Wand der Cloake“, p. 875 „Das Oviduct ist daher hier dem Samenleiter analog“ etc. etc.

Das in Frontalschnitte zerlegte weibliche Exemplar war 27 mm. lang; die Schnitte wurden von vorne anfangend numerirt. Der erste zeigte keine Spur der Urniere, der zweite dagegen ein Bild, welches dem im dritten ziemlich ähnlich war. Dieser dritte Schnitt (Fig. 1) zeigt in der Mitte oben die Chorda (ch), dicht darunter genau in der Mittellinie einen sehr eigenthümlichen Zellenstrang (hyp.) den ich den hypochordalen Zellenstrang nenne, und unter diesem die Aorta (a), links und rechts davon die beiden Cardinalvenen (v. c.). Die Leibeshöhle, in welcher der Darm (tr.) mit seinem Mesenterium (m) dorsal genau in der Mitte angeheftet ist, lässt einen mittleren und zwei seitliche fast canalartige Räume erkennen, welche dadurch entstehen, dass von der Bauchwand her eine dicke Lamelle nach obenhin vortritt. Da, wo sie übergehen in die eigentliche Leibeshöhle, biegt das Peritonealepithel fast rechtwinklig um; rechts geht dasselbe continuirlich in das Epithel der Nebenhöhle über, berührt aber das Epithel des hier schon als Canal erkennbaren quer durchschnittenen Urnierenganges (u). Dieser letztere zeigt jedoch eine gegen die Leibeshöhle zu gerichtete feine Spalte. Links ist der Urnierengang noch nicht geschlossen; sein Epithel, im Grunde stark verlängert, geht in das der eigentlichen Leibeshöhle und ihrer Nebenhöhle über, sein Lumen öffnet sich mit ziemlich bedeutender Verengerung (tu) in die Nebenhöhle. Der Schnitt No. 2 zeigte ungefähr das gleiche, nur umgekehrte Bild; links war nur eine Spur von der Urnierenrinne zu erkennen, rechts war dieselbe deutlich. Vom Schnitte 4 an (Fig. 2) blieb — abgesehen von seiner Verbindung mit dem Drüsentheil der Urniere — der Urnierengang bis an's Ende völlig gegen das Peritonealepithel hin geschlossen, obgleich sein Epithel das letztere überall, wie in Schnitt 3 und 4 berührte.

Es lässt sich hiernach mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, dass der Urnierengang, wie bei den Knochenfischen und Amphibien, zuerst als eine Rinne durch Faltung des Peritonealepithels angelegt wird, die durch fast vollständigen Verschluss zu einem Canale wird; die weit vorne dicht hinter dem Herzbeutel liegenden Oeffnungen (Fig. 1 tu) sind die Reste der ursprünglich ganz offenen Rinne und sie gehen durch allmähliges Auswachsen und Verwachsen in die einfache in der Mittellinie vor und unter der Leber liegende Tubenöffnung des ausgebildeten Thieres über. Das ist zwar nur Hypothese; indessen wird sie sehr wahrscheinlich gemacht durch das allerdings bisher nur von mir bei einem weiblichen erwachsenen Exemplar von Narcine brasiliensis beobachtete Vorkommen von zwei weit von einander getrennten Tuben der Eileiter; sie liegen hier genau an der Stelle, wo sie beim Embryo von Acanthias (und Scyllium s. unten) vorkommen. Natürlich gehört zur völlig sicheren Feststellung

dieses Punktes die direkte Beobachtung; für die hier zu behandelnde Frage nach der Entstehung und Umwandlung der eigentlichen Segmentalorgane ist er jedoch von keinem weiteren Belang.

Der Schnitt No. 4 zeigt (Fig. 2) die ganz geschlossenen Urnierengänge (u) ohne jegliche Spur der Urniere selbst; die Nebenhöhlen der Leibeshöhle sind verschwunden und nach innen von dem Wulst, welchen die Urnierengänge in dieselbe hinein vortreiben, ist eine ganz flache Falte zu bemerken, welche ziemlich rasch sich schärfer absetzt und — wie ich vorgreifend bemerken muss — übergeht in die schon im 12. Schnitt deutlich erkennbare Genitalfalte (g). Der 5. bis 8. Schnitt (Fig. 3) zeigen noch ganz dasselbe Bild; auf dem 9. dagegen tritt plötzlich eine Einsenkung vom Peritonealepithel auf (Fig. 9 s. tr.), welche zwischen der jetzt deutlich abgesetzten Genitalfalte und dem Urnierengange nach oben gegen die Cardinalvene zu und nach aussen über den Urnierengang hinweg (Fig. 4 s. g.) sich einsenkt. Der 10. Schnitt ist dem 9. ganz ähnlich. Der 11. dagegen (Fig. 5) zeigt wiederum dasselbe Verhalten wie die früheren Schnitte, d. h. es ist weder eine Spur des Drüsentheils der Urniere noch der eben aufgetretenen Einsenkung zu erkennen. Der nun folgende Schnitt 12 zeigt (Fig. 6) wieder ein anderes Bild; von einer Einsenkung zwischen Urnierengang und Genitalfalte ist nichts zu sehen, statt dessen aber gehen von jenem aus links ein mehrfach, rechts nur einmal gewundener Schlauch (s. gl.) nach oben seitlich an den Cardinalvenen vorbei.

Es geht aus diesen Schnitten mit vollständiger Sicherheit hervor, dass die Einsenkung zwischen Urnierengang und Genitalfalte im 9. und 10. Schnitt ohne alle Verbindung mit jenem sich gebildet haben muss, dass also, wenn eine solche später vorhanden ist, sie durch Verwachsen mit den vom Urnierengang aus sich abzweigenden Canälen der Urniere entstanden sein muss.

Diese Verwachsung scheint schon in den nächsten Schnitten eingetreten zu sein. Die Schnitte 12 und 13 zeigen genau (Fig. 6) dasselbe Bild wie Schnitt 11 (Fig. 5); es ist an ihnen keine Spur der Einsenkungen zu erkennen, wohl aber gewundene Schläuche, welche gegen den Urnierengang herantreten. In Schnitt 14 (Fig. 7) tritt links wieder eine einfache Einsenkung (s. tr.) auf, rechts dagegen hat diese sich bereits in einen mehrfach gewundenen Canal (s. gl.) fortgesetzt. Nun wechseln Bilder, wie ich sie in Fig. 6 und 7 mitgetheilt habe, mit einander ab; in dem etwas schräg geführten Schnitt 24 (Fig. 8) endlich ist links sowohl ein vom Urnierengang (u) aus nach innen und oben, von der Einsenkung (s. tr.) aber von innen nach aussen gehender Canal (s. g.) zu bemerken;

der letztere, der somit jenen kreuzt, geht an eine blasenförmige Auftreibung, welche die erste Anlage eines Malpighischen Körperchens zu sein scheint. Ueber beiden und hier dicht an die Chorda herantretend liegt ein Abschnitt eines Canales, dessen Lumen dem des vom Urnierengang entspringenden gleichkommt. Rechts ist keine Spur der Einsenkung zu bemerken, statt dessen aber stark gewundene Schläuche, von denen sich einer direkt an den Urnierengang ansetzt.

Es setzt sich hiernach die Urniere der Acanthias zusammen aus 2 ursprünglich getrennten Anlagen — wenn wir absehen von der dritten in sie hineinwachsenden Anlage der Gefässschlinge des Malpighischen Körperchens — die eine entsteht durch Sprossung aus dem hohlen Urnierengange, die andere durch eine Einsenknng des Peritonealepithels an einer durch die Genitalfalte und den Urnierengang scharf lokalisirten Stelle.

Die durch den zweiten 28 mm. langen weiblichen Embryo geführten Horizontalschnitte zeigten nun, was übrigens auch schon durch Combination der ganz lückenlosen ersten Schnittreihe zu folgern war, dass sowohl die trichterförmigen Einsenkungen, wie die Ursprünge der gewundenen Canäle vom Urnierengange sich im ganzen Verlaufe der Leibeshöhle jedem einzelnen Urwirbelsegment entsprechend wiederholen. Ich werde daher von nun an die segmentweise auftretenden ganzen Organe mit Ausnahme des Urnierenganges als Segmentalorgane, ihre in die Leibeshöhle sehenden Mündungen als Segmentaltrichter, die zum Malpighischen Körperchen (?) gehenden Kanäle als Segmentalgänge bezeichnen. Der durch die Vereinigung dieser letzteren mit den vom Urnierengang sprossenden Canälen gebildete Abschnitt stark gewundener Canäle wird von nun als Drüsentheil oder als Segmentaldrüse bezeichnet werden, da es nicht unwahrscheinlich ist, dass er zum grössten Theil noch aus einer dritten gesondert auftretenden Anlage entsteht. Zur Aufklärung dieses Punktes genügten die mir vorliegenden Embryonen nicht; für die hier zu behandelnde Frage ist er auch von untergeordneter Bedeutung, da es nur galt, die gesonderte Entstehung der einzelnen Theile der Urniere aus mindestens zwei ganz verschiedenen Anlagen nachzuweisen.

Ein dritter ebenfalls weiblicher 9 ctm. langer Embryo wurde wie der erste in Frontalschnitte zerlegt. Abgebildet wurden nur einige Schnitte vom hintersten Körperende, da sie genügen, um die Uebereinstimmung mit den eben geschilderten Stadien sowie die eingetretene Umwandlung des Urnierenganges und der Urniere zu erweisen. In Fig. 9 ist der erste Schnitt vor dem After abgebildet; in der Mitte ist die durch 6 Lappen stark eingeschnürte Cloake, links und rechts davon der Leibeshöhlencanal

(c. a), welcher bekanntlich bei allen Haien in dem doppelten Abdominalporus neben dem After ausmündet; in der Mitte über der Cloake sieht man 4 cylindrische Canäle nach oben steigen, die äusseren (u, u) auch ein wenig auswärts. Diese letzteren sind die Urnierengänge, die mittleren die noch weiter nach hinten zu einem gemeinsamen Canal verschmelzenden Harnleiter oder secundären Urnierengänge (s. u.). Im nächstfolgenden Schnitt (Fig. 10) biegen die Harnleiter (s. u) plötzlich stark nach aussen, die Urnierengänge haben ihre ursprüngliche Richtung beibehalten. In diesen beiden Schnitten, sowie in dem nächstfolgenden sind die Caudalvene (v. c.) und die beiden Urnieren (s. gl.) nur angedeutet. In Fig. 11, dem auf Fig. 10 direkt folgenden 3. Schnitt vor dem After hat sich von dem Harnleiter (s. u) ein neuer Canal als innerer Harnleiter (s. u^1) abgezweigt, der mit jenem die gleiche Richtung verfolgt; er tritt im darauffolgenden Schnitt (Taf. II Fig. 13) hart an die Urniere heran und verbindet sich mit dieser durch einige feinere Canäle (Fig. 18), welche direkt übergehen in die stark gewundenen Schläuche der Urniere. In diesem Schnitt ist auch links die erste Spur eines Segmentalganges zu erkennen; derselbe zieht zwischen dem inneren Harnleiter und der immer noch ungetheilten Vene ziemlich weit nach oben hinauf (Fig. 13 u. 18 s. g.); sein Segmentaltrichter war nicht getroffen worden. Von nun an gibt der innere Harnleiter ziemlich zahlreiche Canäle an die Urniere ab; während der äussere erst nach weiteren 6 Schnitten (Fig. 14) abermals einen Canal abtreten lässt: nach abermaligen 3 Schnitten hat sich links der innere Harnleiter bereits ganz in die Canäle der Urniere aufgelöst, rechts ist derselbe noch vorhanden, aber schon im Begriffe zu verschwinden; von da an erhält man auf Durchschnitten immer nur den einfachen quer getroffenen äusseren Harnleiter, von dem in jedem Körpersegment nur je ein Verbindungsgang zu der Urniere abgeht. Die bis dahin einfache Vene hat sich in die zwei Cardinalvenen gespalten; der Urnierengang verläuft beständig in der Urnierengangfalte, ohne sich je zu verzweigen bis an die vorne noch unverschmolzen bestehenden Tuben hin. Entsprechend den einzelnen Körpersegmenten finden sich zwischen Urnierengangfalte und dem Darmmesenterium die mitunter, aber nicht immer paarweise (Fig. 12 s. tr.) getroffenen Segmentaltrichter mit ihren Segmentalgängen; in dem abgebildeten Schnitt sind diese letzteren bis zu einer Blase zu verfolgen, welche vielleicht die Anlage des Malpighischen Körpers ist, da sich erstens von aussen her ein eigenthümlicher Wulst in sie einstülpt, der kaum etwas anders als der sich bildende Glomerulus sein kann und da sie zweitens so ziemlich an der Stelle liegt, wo sich bei dem noch weiter entwickelten Embryo das schon deutlich als solches erkennbare Malpighische Körperchen findet. Die Zahl

der letzteren ist, entsprechend derjenigen der Segmentaltrichter, durch die der Körpersegmente bestimmt; in jedem Gliede findet sich beim Embryo nur ein einziges Malpighisches Körperchen. Segmentalgänge wie Segmentaltrichter haben, namentlich die letzteren (Fig. 19 Taf. II), deutliches Wimperepithel; an den erhärteten Exemplaren liess sich leider nicht mehr feststellen, ob die deutlich sichtbaren Haare büschelweise oder einzeln auf den Cylinderzellen des Epithels sassen. Wimperepithel in der Niere von Haien und Rochen hat schon *Leydig*[1]) beobachtet; nur ist aus seinen Angaben nicht zu entnehmen, an welcher Stelle der Urniere er dasselbe gesehen hat. Eine genauere Untersuchung wird nachzuweisen haben, ob, wie ich vermuthe, die Wimperung nur in den aus dem ursprünglich graden einfachen Segmentalgang und Segmentaltrichter hervorgehenden Canälen vorkommt.

Ein männlicher fast ausgewachsener Embryo von 24 Cm. Länge zeigt (Fig. 20) in seinem hinteren Theile die Segmentaltrichter und Segmentalgänge noch in unveränderter Lagerung und Gestalt; ihre Trichteröffnungen sind schon mit der Lupe deutlich zu bemerken. Weiter nach vorne zu sind die Oeffnungen nicht mehr gleich deutlich, die Trichter selbst werden allmälig kleiner und die 3 vordersten mit der Lupe noch deutlich bemerkbaren nicht weit hinter dem Hoden liegenden zeigen nur noch die Segmentalgänge, aber keine Trichter mehr. Ein an dieser Stelle gemachter Flächenschnitt, welcher möglichst oberflächlich geführt doch einen grossen Theil der Niere mitgenommen hatte, zeigt dagegen (Fig. 16 schematisirt), dass die Segmentalgänge (Fig. 16 s. g.) in der Nähe der Genitalfalten sich stark nach vorne biegen und hier in ziemlich lange mit kleinen Aussackungen und oft nach hinten gerichteten Blindsäcken versehene Canäle (Fig. 16 s. tr.) übergehen. Sie liegen nun nicht mehr quer wie die Segmentaltrichter, aus denen sie hervorgegangen sind, sondern sagittal; das vordere Ende des einen tritt hier sehr dicht an das hintere Ende des andern heran; von diesem wächst jenem öfters ein kleiner Blindsack entgegen. Ihre Richtung, ihre Umbildung und ihre Lage an der Stelle, in deren nächster Nähe sich der Hoden befindet, machen es sehr wahrscheinlich, dass aus ihnen das bei Acanthias allerdings sehr rudimentäre epigonale Organ entsteht. Derselbe Flächenschnitt scheint auch anzudeuten, dass vielleicht der Urnierengang (Fig. 16. u.) seine ursprüngliche Verbindung mit der Urniere nicht aufgegeben und durch die

---

1) *Leydig*, Rochen und Haie p. 116, 110, 103 etc.

Verbindung des Hodens mit dem vorderen Theile der Urniere zugleich zum Samenleiter geworden ist. Dann wäre der Samenleiter dem Eileiter homolog, wie *Gegenbaur,* freilich ohne Begründung, annimmt. Indessen scheint es mir nach Befunden an den Geschlechtsorganen der erwachsenen Rochen und Haie, über welche ich später berichten werde, wahrscheinlicher, dass bei den Männchen der primitive Urnierengang im Bereiche der Niere ganz verschwindet und dass der vereinigte Harn-Samenleiter derselben dem secundären Urnierengang der Weibchen zu vergleichen sei.

An dem hier geschilderten männlichen Embryo waren Hode und Nebenhode schon so weit ausgebildet, dass über ihre Entstehungsweise keine Auskunft mehr zu erhalten war. Sehr auffällig war mir ein Strang (Fig. 16 s. u.), welcher genau an der Stelle liegt, wo beim Weibchen der Eileiter (primäre Urnierengang) der einen Seite sich an der Leber vorbei am Mesenterium herunterbiegt, um sich mit dem der andern Seite zu vereinigen; er war bis dicht an die vordere Fläche der Niere zu verfolgen, doch gelang es nicht, festzustellen, ob er in der That eine über die Niere hinaus sich erstreckende Verlängerung des Urnierenganges ist, wie ich vermuthe. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob eine solche Verlängerung, die ursprünglich wohl beiden Geschlechtern zukommt, auch beim Männchen, wie beim Weibchen, bestehen bleibt und ob dann, wie bei diesem, die beiden verlängerten Urnierengänge sich ebenfalls in der Mittellinie vereinigen. Diese Vermuthung ist nicht unberechtigt; denn bei einem fast ausgewachsenen Männchen von Stegostoma tigrinum habe ich mit völliger Sicherheit constatiren können, dass die über die Niere hinaus verlängerten Urnierengänge sich vor der Leber am Mesenterium vereinigen und hier auch, wie beim Weibchen, eine allerdings sehr kleine Oeffnung besitzen; wegen der Kleinheit des Organes liess sich leider nicht feststellen, ob die beiden Gänge hohl geblieben oder obliterirt waren. Auch bei Rhinobatus granulosus habe ich eine Vereinigung der beiden Urnierengänge an der Leber beobachtet; ob ein Loch vorkommt, war nicht mehr festzustellen.

Noch ein andrer Punkt ist hier endlich scharf hervorzuheben. Die Segmentalgänge verbinden sich in beiden Geschlechtern mit Segmentaldrüsenschlingen, welche durch die aus ihnen austretenden Canäle mit einem dem nächst hinteren Körpersegment angehörenden Theil des (primären oder secundären) Urnierenganges verbunden sind. Es gehören also die primären später durch Verwachsung sich vereinigenden Anlagen der Urniere zwei benachbarten Körpersegmenten an; ein Verhältniss, welches später noch verwerthet werden wird.

Einschalten will ich an diesem Ort einige, nicht streng zur Sache gehörige, Bemerkungen über Embryonalanlagen von Acanthias, deren weitere Umbildungsstadien noch zu erforschen sind.

Oben schon wurde kurz angedeutet, dass zwischen der Chorda und der Aorta ein sehr feiner Zellenstrang verläuft; seine Zellen sind sehr klein (Fig. 1 hyp.). Er scheint fast so lang zu sein, wie die Chorda selbst; ich werde ihn den hypochordalen Strang nennen. Ueber seine erste Entstehung geben die *Kowalevsky*'schen[1]) Bilder in der jüngst erschienenen Arbeit über Haifischentwickelung keinen Aufschluss; er scheint denselben gänzlich übersehen zu haben. Nur von *Leydig*[2]) ist er gesehen worden, aber er verlegt ihn mitten in die Chorda hinein, obgleich er, wie gut gelungene Querschnitte lehren, sogar ausserhalb der Chordascheide zwischen dieser und der Aorta liegt. *Leydig* vergleicht diesen Zellenstrang mit dem von *Joh. Müller*[3]) beim Karpfen, Myxinoiden und Petromyzonten beschriebenen faserigen Faden, der jedoch zweifellos ein anderes Gebilde sein muss, als dieser hypochordale Zellenstrang vom Acanthias, da der letztere nicht der Chorda angehört. Bei ausgewachsenen Embryonen fehlt er vollständig; an den kleinsten mir vorliegenden Embryonen war er schon deutlich von der Chorda und den Urwirbeln etc. abgesetzt, so dass ich nichts über seine Entstehung angeben kann. Bei den kleinsten Embryonen von 2 Ctm. Länge vom Katzenhai fehlt dieser hypochordale Strang völlig; ebenso habe ich ihn bei grösseren Embryonen anderer Plagiostomen vermisst. Es wäre jedoch möglich, dass er hier sehr frühzeitig verschwände; wie denn gleichfalls die Acanthias und Centrina diejenigen Haie zu sein scheinen, bei welchen vorzugsweise die Segmentalorgane in beiden Geschlechtern zeitlebens bestehen bleiben. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass dieser hypochordale Strang noch einmal eine wesentliche Rolle in der Vergleichung der Wirbelthiere und Wirbellosen spielen dürfte.

An den ersten 14 Schnitten, auf denen die Durchnitte des vorderen Endes des Urnierenganges und der Urniere zu sehen sind, bemerkt man über den Cardinalvenen oder nach innen zwischen ihnen und der Aorta zwei stellenweise anschwellende und dünner werdende Zellstränge (Fig.

---

[1]) *Kowalevsky*'s Arbeit kann ich leider nicht citiren, überhaupt auch nicht verwerthen, da sie russisch geschrieben ist; selbst die Tafelerklärung bleibt mir ganz unverständlich.

[2]) Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. 1852. p. 101. Taf. IV. Fig. 10.

[3]) Myxinoiden 1. Thl. p. 140.

3—7 x.), welche in einer allerdings unerkannten Beziehung zur Urniere selbst zu stehen scheinen. Weiterhin sind sie nicht mehr zu bemerken, vielleicht weil sie hier schon mit den übrigen Anlagen der Urniere verbunden sind. Beim Katzenhai finden sich dieselben Zellstränge, nur sehr viel weiter nach hinten reichend, sie gehen hier nemlich bis weit über die Mitte der Genitalfalten nach hinten. Bei älteren Embryonen habe ich keine Spur dieser Zellgruppen mehr gefunden. Sie liegen ungefähr an einer Stelle, wo auch die von *Oellacher* aufgefundenen sogenannten intermediären Zellgruppen bei der Forelle vorkommen; da aber die weiteren Schicksale auch dieser letzteren völlig unbekannt sind, so ist einstweilen kaum eine Vermuthung über die Bedeutung der hier kurz erwähnten Theile zu äussern. Endlich findet sich sowohl bei Acanthias wie beim Katzenhai ein etwas vor dem hinteren Ende der Niere beginnender central über der Caudalvene und zwischen den beiden Urnieren liegender scharf umschriebener Zellenstrang (Fig. 12—14 y), welcher wohl kaum in irgend eine Beziehung zu der Urniere zu bringen ist; derselbe geht bei Acanthias nur wenig weit, bei Scyllium dagegen bis über das hintere Ende der Genitalfalten nach vorn hinaus. Auch über die weiteren Schicksale dieses Zellenstranges wage ich keine Vermuthung aufzustellen.

2. Scyllium canicula.

Herr Dr. *Richters* in Hamburg hatte die grosse Güte, mir 4 aus dem Aquarium des dortigen zoologischen Gartens bezogene Embryonen so vorzubereiten, dass ich dieselben gleich nach Empfang in Schnitte zerlegen konnte. Drei derselben waren Weibchen; diese waren 22—24 mm. lang; das 4. längste Individuum von 60 mm. war ein Männchen.

Die Untersuchung derselben ergab durchaus mit den beim Acanthias gemachten Befunden übereinstimmende Resultate.

Der eine der drei weiblichen Embryonen von 24 mm. Länge war am Wenigsten entwickelt. In Fig. 21 und 22 habe ich zwei auf einander folgende Schnitte, etwa aus der Mitte des Körpers, abgebildet. Man ersieht aus ihnen, dass auch hier zwischen der stark vorragenden Urnierenfalte und der Genitalfalte (Fig. 22) in dem einen Schnitt eine trichterförmige Einsenkung (s. tr.) zu einer rundlichen Blase vorhanden ist, welche in dem andern fehlt. Andererseits erkennt man aus Fig. 21 u. 23 dass sowohl der vom Urnierengang abtretende Canal als der Segmentalgang schon angefangen haben, Schlingen zu bilden; ob sich diese bereits mit einander vereinigt hatten, liess sich nicht entscheiden. Doch ist dies

wahrscheinlich. Die bei Acanthias mit aufgewulsteten und etwas ausgeschweiften Rändern versehenen Wimpertrichter sind hier nur einfache Einsenkungen des Peritonealepithels. Der Verlauf der Segmentalgänge ist hier, entsprechend den Muskelabschnitten, fast senkrecht auf die Sagittalebene; erst später tritt die Neigung derselben nach hinten ein.

Bei dem zweiten nur 22 mm. langen Embryo war die Richtung der Segmentalgänge eine viel mehr sagittale, als bei jenem ersten; ihre Trichter schienen schon in Rückbildung begriffen zu sein, denn an bedeutend weniger Stellen waren sie noch mit ihren Oeffnungen zu erkennen. Deutlich zu zählen waren nur 23 Segmentaltrichter, während der vorhergehende deren mindestens 32 hatte. Der dritte auch fast 24 mm. lange weibliche Embryo hatte nur 26 Segmentaltrichter, und gleichfalls einen bedeutend mehr sagittalen Verlauf der Segmentalgänge, als die des ersten Exemplars.

An dem 60 mm. langen männlichen Embryo waren nur noch wenige Spuren der Segmentaltrichter zu erkennen; statt dessen lagen zwischen dem Urnierengang (Fig. 24 u) und dem hier einfachen in der Mitte liegenden Hoden (t) zwei Canäle, welche nichts anderes, als die Segmentalgänge (s. g) sein können, fast immer senkrecht getroffen wurden und nur selten mit einer neben dem unpaaren Mesorchium mündenden Oeffnung (dem Segmentaltrichter) in Verbindung standen. Da sie nun genau an der Stelle liegen, wo am ausgebildeten Thier das epigonale Organ zu finden ist, so liegt die Annahme nahe, sich dieses letztere auch hier, wie bei Acanthias, als aus der Verschmelzung der zu Canälen umgewandelten Segmentaltrichter entstanden zu denken. Aber auch hier muss, wie bei Acanthias, darauf hingewiesen werden, dass der strenge Nachweis für solche Umbildung noch nicht geliefert ist. Für den hier festzuhaltenden Zweck ist dies indessen gleichgültig; denn es galt zunächst nur zu constatiren, dass auch bei den Scylliden die Segmentaltrichter als embryonale Organe genau in derselben Weise, wie bei Acanthias vorkommen, obgleich sie, wie es scheint, schon bei ausgewachsenen Embryonen verschwunden zu sein pflegen. An ausgewachsenen Thieren habe ich keine Spur derselben, auch nicht beim Weibchen, wahrgenommen; doch muss ich bemerken, dass der Erhaltungszustand der untersuchten Exemplare zu schlecht war, um vollständige Versicherung gegen eine Täuschung zu geben.

Sehr auffallend ist das Vorhandensein eines einfachen Hodens und eines doppelten Eierstocks. Dass der erstere (Fig. 24 t) ein solcher war, folgt aus der Lagerung der Samencanälchen, die radiär auf ein im Centrum des Ganzen gelegenes Lumen zustrebten, und die gleichzeitige Anwesen-

heit eines Darmes; nach *Müller*[1]) und *Stannius*[2]) sollen aber bei den Scylliden gerade 2 Hoden vorkommen. Umgekehrt wird von ihnen nur ein an der einen Seite liegender Eierstock angegeben; an den drei von mir untersuchten weiblichen Embryonen waren aber 2 Genitalfalten deutlich zu erkennen. Allerdings lässt sich bei diesen streng genommen noch nicht von einem Eierstock sprechen, da noch keine Spur von entwickelten Eiern oder in Bildung begriffenen Follikeln zu sehen war; es wäre also sehr wohl möglich, dass die beiden von mir sogenannten Genitalfalten dem von *Müller* entdeckten epigonalen Organ entsprächen. Diese verschiedenen fraglichen Puncte zur Entscheidung zu bringen, wird mir hoffentlich bald Gelegenheit werden; für die zunächst liegende Frage nach dem Vorhandensein und der Bedeutung der Segmentaltrichter sind sie jedoch von keinem Belang.

Nachgewiesen ist also, dass hier, wie beim Dornhai, Segmentalorgane auftreten, welche an der Bildung der Urniere in derselben Weise theilnehmen, wie bei jenem; wahrscheinlich gemacht ist — jedoch nicht erwiesen — dass sie vergleichsweise frühe in beiden Geschlechtern verschwinden oder umgebildet werden.

3. Kurze Notizen über andere Fische.

Bei einem 17 Ctm. langen Embryo von *Centrina* mit noch ziemlich grossem Dottersack waren die Segmentaltrichter deutlich erkennbar, jedoch nur, wie es scheint, in der Region der Niere, welche zwischen After und der hinteren Insertionsstelle des Mesenteriums liegt.

Bei einem Embryo von *Mustelus vulgaris* war keine Spur der Segmentalorgane zu entdecken; ebenso wenig bei einem 27 Ctm. langen weiblichen Embryo einer unbestimmten *Carcharias*art und bei etwa 2 Fuss langen Individuen von *Mustelus laevis* und *vulgaris*. Alle diese negativen Befunde mögen vielleicht ihren Grund in dem ziemlich schlechten Erhaltungszustand der untersuchten Thiere haben; denn ich konnte auch an 2 schlecht erhaltenen weiblichen jungen Individuen vom Dornhai keine Spur der Organe finden. Das Epithel ist eben sehr vergänglich; ist dieses macerirt, so ist der Segmentaltrichter in der Regel gar nicht mehr zu erkennen.

---

[1]) *Müller*, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Abhandl. der Berliner Academie 1843. p.127.

[2]) *Siebold* und *Stannius*, Vergleichende Anatomie, 2. Aufl. 1854. Bd. II. p. 275, 276.

Auch bei Rochen, Embryonen wie erwachsenen Thieren von *Narcine brasiliensis*, *Torpedo ocellata* und *Raja batis* habe ich mich bisher vergeblich bemüht, die Segmentalorgane aufzufinden; der ziemlich gute Erhaltungszustand eines Embryo von Raja batis von 3 Ctm. Länge lässt mich vermuthen, dass sie bei den Rochen ungemein frühe verschwinden.

Da Centrina und Acanthias, welche die Segmentalorgane am längsten behalten, einen Stachel in ihrer Rückenflosse besitzen, so vermuthete ich, dass sie auch vielleicht bei dem erwachsenen weiblichen *Cestracion* noch anzutreffen seien; die Untersuchung eines ziemlich gut erhaltenen Exemplars hat indessen kein bestimmtes positives oder negatives Resultat ergeben.

Unter den Dipnoi habe ich ein erwachsenes Männchen von *Protopterus* untersucht, das vortrefflich erhalten war; es war keine Spur der Segmentalgänge zu erkennen.

Von *Ganoiden* konnte ich ebenfalls nur erwachsene oder doch ziemlich grosse Thiere untersuchen. Ein 45 Cm. langer Stör (*A. sturio*) liess nichts von Segmentaltrichtern erkennen; freilich war das Exemplar auch zu schlecht erhalten, um mit Sicherheit ihre Abwesenheit behaupten zu können. Ein gut erhaltenes ausgewachsenes Weibchen von Amia calva zeigte keine Spur derselben, ebenso wenig ein Polypterus bichir. Bei den Ganoiden scheinen also die Segmentalorgane, wenn sie überhaupt bei den Embryonen vorkommen, nie so lange zu persistiren, wie bei dem Dornhai und Centrina.

4. Die Bedeutung der Segmentalorgane für die Wirbelthiere.

Bisher nahm man bekanntlich an, dass sich die Urniere der Wirbelthiere aus zwei ursprünglich gesonderten Anlagen zusammensetze, dem Urnierengang mit seinen seitlichen Sprossen und dem Malpighi'schen Körperchen oder Drüsentheil der Urniere. Diese letzteren entstehen, wie allgemein bekannt, ursprünglich ohne Zusammenhang unter einander paarweise in jedem Körpersegment[1]). In dem segmentalen Auftreten stimmt nun der bei den Haien neu hinzutretende Theil, nemlich der Segmentaltrichter und der Segmentalgang, überein; und da auch die Lagerung beider Theile zu den benachbarten Organen die gleiche ist, so liegt die Annahme nahe, die bei Hühnchen und anderen Wirbelthieren beobachtete

[1]) *Bornhaupt*, Untersuchungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Riga 1867. Taf. II, Fig. 10, 11.

gegliederte Anlage des Drüsentheils der Urniere mit den Segmentalgängen der Haie zu vergleichen. Es spricht indessen gegen diese Parallelisirung einstweilen die wohl verschiedene Entstehung: jene entsteht im Innern der Seitenplatten, diese dagegen durch Einstülpung des Peritonealepithels. Auch muss als Argument dagegen hervorgehoben werden, dass es scheint, als ob bei den Haien noch ein dritter Zellenkörper (s. oben u. Tafel I, Fig. 4, 5, x) an der Ausbildung der Urniere Theil nimmt. Sollte sich diese Vermuthung bestätigen, so wäre derselbe mit den Drüsentheilsanlagen in der Urniere des Hühnchens zu vergleichen, die Segmentalgänge aber bildeten dann eine den höheren Wirbelthieren wohl gar nicht oder nur spurenweise zukommende Anlage. Genauere Untersuchungen bei Ganoiden und Amphibien hätten dann zu zeigen, ob hier der Segmentalgang oder ein ihm homologes Glied an der Ausbildung der Urniere Theil nimmt oder nicht. Ich hebe diese Thiere ganz besonders hervor, weil bei ihnen auch im Larvenstadium äussere Kiemen vorkommen, wie bei den Haien und weil ich in diesem Character eine auf einen wirbellosen Stammvater derselben hindeutende Eigenthümlichkeit sehe, welche erwarten lässt, dass bei ihnen noch am ehesten andere gleichfalls auf die Wirbellosen hinweisende Organe in typischer Ausbildung zu finden sein werden.

Nach noch einer anderen Richtung hin scheint es mir wesentlich, bei den ferneren Untersuchungen über die Umbildung der Urniere der Wirbelthiere, die Segmentaltrichter der Haie oder ihnen homologe Theile im Auge zu behalten. Bis jetzt entbehrt man doch eigentlich noch des Verständnisses der Entwickelung der Genitalanlagen und ihrer Beziehungen zu der (vergänglichen oder bleibenden) Urniere. Durch die Entdeckung der Segmentalorgane der Haie eröffnet sich nun eine Aussicht, dasselbe zu gewinnen. Bei den Haien war es eben sehr wahrscheinlich gemacht, dass die vasa efferentia und der Nebenhoden aus den Segmentalgängen entstünden; hier scheint die Verbindung mit der Urniere durch die Segmentalgänge nicht mehr zu verschwinden. Angenommen, es entwickelte sich bei den Amphibien der Nebenhoden gleichfalls aus den Segmentalorganen oder ihnen entsprechenden Gliedern, so wären die vasa efferentia testis offenbar die hier bestehen bleibenden Segmentalgänge. Bei allen mit besonderem vas efferens versehenen Wirbelthieren ist zu erwarten, dass es sich, wie bei Haien, aus einer ursprünglich mit der Urniere in Verbindung stehenden Segmentalanlage herausbildet. Hier knüpft sich denn auch die Frage an, ob die Drüsenschläuche des Hodens direct aus den Segmentalgängen hervorgehen oder sich erst secundär mit ihnen in Verbindung setzen. Noch eine andere Aussicht eröffnet sich. Das von *Joh. Müller* bei Haien aufgefundene epigonale Organ der Weibchen und Männchen liegt genau

an der Stelle, wo bei ihnen die Segmentaltrichter stehen; da liegt die Vermuthung sehr nahe, dass dasselbe aus einer eigenthümlichen Veränderung und Verwachsung der ursprünglich an derselben Stelle vorhandenen Segmentaltrichter entstanden sei. Für diese Annahme spricht die Thatsache, dass bei den Acanthias, welche ihre Segmentaltrichter zeitlebens behalten, fast jegliche Spur eines epigonalen Organes fehlt. Diese Andeutungen mögen hier genügen, da sie nur gemacht wurden, um Aussichtspuncte für etwa sich hier anknüpfende Untersuchungen aufzustellen.

III. Die allgemeine Bedeutung der Segmentalorgane der Haie.

In dem vorhergehenden Capitel wurde der Nachweis geliefert, dass bei Haien eigenthümliche segmentweise in der Leibeshöhle sich wiederholende Organe vorkämen, welche bis dahin, das allgemeine Resultat anticipirend, mit dem Namen der Segmentalorgane belegt wurden, ohne dass die Berechtigung dazu nachgewiesen worden wäre. In dem nun begonnenen will ich versuchen, einmal den Beweis ihrer Identität in Bau, Lagerung und Entstehung mit den Segmentalorganen der Gliederwürmer zu liefern, und zweitens die von andern Gesichtspuncten aus gegen diese Homologisirung aufzuführenden Argumente zu widerlegen.

A. Die Identität der Segmentalorgane der Haie und Anneliden in Bau, Lagerung und Entstehung.

Identität im Bau. Bei den Segmentalorganen der Anneliden unterscheidet man, wenn sie typisch ausgebildet sind, 3 Abschnitte: den frei in die Leibeshöhle sich öffnenden Wimpertrichter mit seinem Wimpergang, den drüsigen Theil und den mitunter muskulösen contractilen Ausführungsapparat, der bald nur (Lumbricus) gefässartig, bald auch (Blutigel) eine dicke contractile Blase sein kann. Jener wimpernde Segmentaltrichter fehlt nicht selten z. B. bei Hirudo; gänzlich unbekannt ist, ob er dann einfach obliterirt, oder im Embryo gar nicht angelegt wird oder sich — was nicht unwahrscheinlich — in andere Organe umwandelt. Wo er aber vorkommt, lässt er sich ohne Weiteres dem Segmentaltrichter der Haie vergleichen. Der Drüsentheil fehlt bei Anneliden nie; ebensowenig bei Wirbelthieren, denn die Urniere findet sich bei allen Wirbelthieren und ihrem drüsigen Theile d. h. den mit den Malpighi'schen Körperchen verbundenen und mannigfach verschlungenen Canälen lässt sich

z. B. der gewundene von Gefässen umsponnene Knäuel bei Hirudo ohne Weiteres gleichstellen. Die Verschiedenheit im histologischen Bau — hier Einstülpung der Gefässschlingen in ein erweitertes Harncanälchen, dort Umspinnung der letzteren durch jene — beweist gar nichts gegen die Homologisirung; denn auch bei Anneliden identificirt man Schleifencanäle mit und ohne Wimpertrichter, mit und ohne Gefässe, blos weil sie segmentweise in identischer Lagerungsbeziehung zu den übrigen Organen auftreten. Auch der dritte Theil endlich, der Ausführungsgang fehlt hier nicht, denn aus dem Drüsenknäuel tritt segmentweise ein Canal hervor, welcher das etwa auszuscheidende Secret fortzuführen vermag. Der einzige Unterschied des Baues besteht darin, dass diese segmentalen Ausführungsgänge bei den Anneliden isolirt von einander in jedem Segment ausmünden, bei den Haien dagegen sich mit dem der Länge nach verlaufenden Urnierengang verbinden.

Diese 3 hier miteinander verglichenen Theile der Segmentalorgane der Würmer und Haie habe ich in den schematischen Figuren 5—8 der Taf. III mit Farben in der Weise bezeichnet, dass die beiden im Bau (und auch in Lagerung und Entstehung) einander entsprechenden Theile, nemlich 1tens Segmentaltrichter und Segmentalgang und 2tens Drüsentheil des Segmentalorgans in beiden Thiergruppen mit gleicher brauner Farbe angegeben wurden; während der Urnierengang der Wirbelthiere schwarz, die contractile Blase der Würmer dagegen weiss sind, um durch die Farbe schon zu bezeichnen, dass diese beiden Theile morphologisch nicht identisch seien.

Identität in der Lagerung. Die Segmentalorgane der Anneliden gehören, wenn sie typisch ausgebildet sind, also alle 3 Abschnitte erkennen lassen, 2 verschiedenen benachbarten Segmenten an; und zwar liegt der Wimpertrichter immer in dem vordern, der Drüsentheil und Ausführungsgang im dahinter liegenden Segmente. Fast genau so verhalten sich die Segmentalorgane der Haie (s. Taf. III Fig. 5 und 7). Der Wimpertrichter (s. tr.) schiebt seinen Segmentalgang parallel dem Septum (s. p.), welches die beiden Muskelfelder, d. h. die Segmente des Körpers theilt, nach hinten; aber der aus dem Drüsenknäuel (s. gl.) heraustretende Ausführungsgang (u) verbindet sich mit dem (primären oder secundären) Urnierengang nicht in demselben, sondern in dem nächstfolgenden hinteren Segment. Da nun bei Wirbelthieren die Scheidewände der Muskelfelder meist sehr schräg nach hinten verlaufen, so tritt hier eine sehr starke Kreuzung der Segmentaltrichtergänge und der Ausführungsgänge ein, wie sie bei Anneliden nicht stattfindet; aber hier wie dort gehören sie 2 benachbarten Segmenten an.

Hierin sehe ich den schärfsten Beweis für die Gleichheit in der Lagerung dieser Organe. Der zweite allein noch mögliche Gesichtspunct, zu untersuchen, ob beide Organe auf der Bauchseite oder Rückenseite oder auf verschiedenen Seiten lägen, darf hier nicht aufgestellt werden, da er mit der weitergreifenden und nachher zu discutirenden Frage zusammenhängt, ob denn Bauchseite und Rückenseite bei allen Thieren so ohne Weiteres zu identificiren seien, wie das von verschiedenen Seiten her versucht worden ist. Hier genügt es zunächst vollkommen, auch in den schematischen Abbildungen die allgemeine Uebereinstimmung in der segmentalen Lagerung der Organe bei Anneliden und Haien gezeigt zu haben.

Identität in Entstehung (und Umbildung?). Von dem speciellen Nachweis einer identischen Entstehungsweise der Segmentalorgane bei Haien und Würmern kann natürlich vorläufig nicht die Rede sein; aber in allgemeiner Art lässt er sich wohl führen. Drüsentheil und Segmentaltrichter entstehen aus dem mittleren Keimblatt bei den Haien, wie bei den Blutigeln nach *Leuckart*[1]), den Meeresanneliden[2]) nach *Kowalevsky*; der Wimpertrichter bildet sich bei den Haien durch Einstülpung des Peritonealepithels, bei den Anneliden nach *Kowalevsky*[3]) vom Epithel der Septa, wahrscheinlich auch durch Einstülpung desselben. Der Drüsentheil entsteht gesondert vom Ausführungsgang in beiden Thiergruppen; hier wie dort verwächst er erst secundär mit letzterem. Der einzige Unterschied in der Bildungsweise des ganzen Organes besteht darin, dass bei Blutigeln[4]) der Ausführungsgang durch Einstülpung von der Epidermis her entsteht, bei Haien durch eine später sich fast ganz schliessende der Länge nach verlaufende und die einzelnen Segmente kreuzende Urnierengangfurche. Auf diesen Punct komme ich weiter unten zurück.

Ob auch eine Identität in der Umbildung der Segmentalorgane bei beiden Thiergruppen vorkomme, lässt sich zunächst ohne erneute in ganz bestimmter Richtung angestellte Untersuchungen nicht entscheiden. Dagegen kann ich nicht umhin, hier schon auf eine merkwürdige Parallele

---

1) *Leuckart*, Parasiten I. p. 704.

2) *Kowalevsky*, Embryologische Studien an Würmern und Insekten. Taf. VII. Fig. 21.

3) Leider sind dessen Beobachtungen in dieser Beziehung ziemlich unverständlich; sie verlangen unbedingt erneuerte Prüfung.

4) *Leuckart*, Parasiten I. p. 703—704.

hinzuweisen, die zwischen den männlichen Organen der Haie und gewisser Blutigel stattzufinden scheint. Angenommen nemlich, die durch oben mitgetheilte Beobachtungen sehr wahrscheinlich gemachte (aber allerdings nicht streng bewiesene) Annahme sei richtig, dass nemlich aus einer Verschmelzung der Segmentalgänge die vasa efferentia entstünden, so würde sich die Frage aufdrängen, ob nicht auch bei den echten Blutigeln der vereinigte Samenleiter hervorgegangen sei aus der Verschmelzung der hier bekanntlich fehlenden Wimpertrichter. In beiden Fällen lägen die Hoden nach einwärts von den zum vas efferens und Nebenhoden verschmelzenden Segmentaltrichtern, diese aber zwischen Hoden und dem Drüsentheil der Urniere. Doch muss hier bemerkt werden, dass es auch Hirudineen mit Wimpertrichtern der Segmentalorgane gibt (Nephelis, Clepsine), obgleich die Hoden nach dem gewöhnlichen Typus gebaut sind; immerhin verlangen die Genitalorgane und die Schleifencanäle der Hirudineen eine erneute vergleichende Untersuchung nach dem hier angedeuteten Gesichtspunct.

Man würde endlich noch erwarten können, die Segmentaltrichter auch bei erwachsenen Ganoiden zu finden, da ja bei diesen ein Samenleiter fehlt und das Sperma wie die Eier durch den Urnierengang fortgeleitet werden soll. Das setzt indessen voraus, dass sich bei ihnen Segmentaltrichter auch im Embryo ausbilden; darüber ist aber nichts bekannt.

Der Homologisirung der Segmentalorgane der Haie und Anneliden steht hiernach nichts mehr im Wege, denn die Uebereinstimmung in Bau, Lagerung und Entstehung derselben ist eine weit grössere, als sie z. B. zwischen den Organen der verschiedenen sogenannten Würmer stattfindet.

B. Schwierigkeiten der hier vertretenen Anschauung.

Eine neue Auffassung kann von verschiedenen Gesichtspuncten her bestritten werden. Zugegeben einmal, dass die hervorgehobene Aehnlichkeit in Bau, Lagerung und Entstehung die Gleichstellung an und für sich rechtfertige, so könnten doch noch andere Argumente directer oder indirecter Art gegen sie vorgebracht werden, welche unter Umständen sogar die Fehlerhaftigkeit der gemachten Homologisirung erweisen möchten. Zu einer völligen Sicherstellung der bis dahin gewonnenen Resultate gehört somit noch der Nachweis, dass keine der etwa dagegen vorzubringenden Argumente unwiderleglich oder mit ihr unvereinbar sind.

Die *direct gegen obige Anschauung anzuführenden Gründe* sind zwei. Es ist oben von mir hervorgehoben worden, dass der ausführende Abschnitt der Urniere der Haie und der Schleifencanäle der Anneliden morphologisch ungleich sind. Man könnte vielleicht geneigt sein, hierin einen Grund gegen die Gleichstellung auch der andern Abschnitte zu erkennen. Wenn man aber bedenkt, dass die Verbindung des Drüsentheils mit dem Ausführungsgang in beiden Fällen eine secundär durch Verwachsung entstandene ist, so leuchtet ohne Weiteres die Kraftlosigkeit dieses Argumentes ein. Wollte man es doch gelten lassen, so würde man genöthigt sein, auch die Hoden bei den Wirbelthieren nicht zu identificiren, da sie sich mit Ausführungsgängen vereinigen, welche sich in den einzelnen Ordnungen morphologisch gar nicht miteinander vergleichen lassen. Dazu kommt ferner, dass auch bei Rotatorien und Plattwürmern die zwei der Länge nach verlaufenden Ausführungsgänge sich dort regelmässig, hier bisweilen mit dem Enddarm oder der Cloake verbinden.

Ein zweiter scheinbar direct gegen die hier vertretene Auffassung sprechender Grund könnte darin gesehen werden, dass man auch bei Anneliden von einer Urniere im Gegensatz zur bleibenden Niere spricht. Bekanntlich treten nach *Leuckart* 3 Paar Drüsenschläuche im ungegliederten Embryo des Blutigels auf, welche sich ihrem Bau nach mit den bleibenden Segmentalorganen vergleichen lassen, aber doch nur die rasch verschwindenden Vorläufer derselben sind. Wenn man nun aber Urniere der Würmer und Urniere der Wirbelthiere identificiren wollte, um diese Gleichstellung als Argument gegen die von mir versuchte der bleibenden Niere der Würmer mit der Urniere der Wirbelthiere zu benutzen, so würde man den Nachweis zu liefern haben, dass wie die Urniere der Wirbelthiere so auch die der Anneliden aus dem Mesoderm entstünde, die gleichen Lagerungsbeziehungen aufwiese und die gleiche Umbildung erführe. Nichts von alle dem aber wäre möglich; denn selbst schon die einzigen hierüber vorliegenden Beobachtungen von *Leuckart* geben Aufschluss darüber, dass ein morphologischer Vergleich zwischen der Urniere der Blutigel und derjenigen der Wirbelthiere unmöglich ist. Physiologisch mag man sie immerhin gleichstellen — obgleich sich auch dagegen Mancherlei vorbringen liesse — aber ihre physiologische Gleichwerthigkeit bewiese absolut nichts für ihren morphologischen Werth.

Die *indirecten Argumente* gegen eine bestimmte Auffassung sind den aus ihr gezogenen Folgerungen zu entnehmen; wenn diese zu Ungereimtheiten führen, so ist damit zugleich auch ihre Grundlage als falsch erkannt. Angenommen, es sei die Homologisirung der Segmentalorgane der Anneliden und Wirbelthiere richtig, so würde daraus eine sehr nahe

Verwandtschaft der beiden Gruppen zu folgern sein. Diese aber setzte voraus, dass auch in den übrigen Organen und in ihren gegenseitigen Lagerungsbeziehungen keine Differenzen bestünden, welche geradezu gegen ihre Verwandtschaft stritten.

Zunächst ist hervorzuheben, dass in beiden Thiergruppen deutliche Beziehungen der Segmentalorgane zu den Geschlechtstheilen ausgedrückt sind; in wie weit einzelne Theile jener sich mit diesen enger verbinden mögen, etwa z. B. bei so manchen Oligochaeten, lässt sich ohne erneute Untersuchungen nicht entscheiden. Unter allen Umständen aber sind die hier kurz angedeuteten Beziehungen so characteristisch, dass sie auch ohne die Möglichkeit einer vollständigen morphologischen Aufklärung hierüber zu Gunsten der Identificirung der Segmentalorgane bei Wirbelthieren und Wirbellosen in's Feld geführt werden können.

Wichtiger sind die rein morphologischen Lagerungsverhältnisse. Da könnte es nun scheinen, als sei in der That eine Vergleichung z. B. eines Durchschnitts von einem Wirbelthier und einem Ringelwurm ganz unmöglich. Stellt man diesen in die gewöhnliche Lage, also die Ganglienkette (im Durchschnitt) nach unten gerichtet, so ist der Gegensatz in der Lagerung der Organe bei diesen Thieren und den Wirbelthieren vollständig. Dorsal läge bei den Wirbelthieren die Chorda unter dem Rückenmark, sie fehlte bei den Würmern; in der Aorta der ersteren fände die Blutströmung von vorne nach hinten statt und es flösse in ihr arterielles Blut, während bei den Anneliden rein venöses Blut in entgegengesetzter Richtung strömte; umgekehrt läge unter dem Darm hier bei den Würmern ein arterielles Blut führendes Gefäss mit der Stromrichtung von vorn nach hinten, bei den Fischen das Herz mit rein venösem von hinten nach vorn strömendem Blut. Unter diesem Bauchgefäss fänden sich bei Wirbelthieren keine besonders wichtigen Glieder; bei den Würmern käme aber die Ganglienkette und vorher über ihm und von einer auch jene umhüllenden bindegewebigen Scheide umschlossen ein Strang, welcher nach den vorliegenden Untersuchungen von *Claparède* entschieden kein Nervenstrang ist. Ihrer Lagerung in der Leibeshöhle nach stimmen Geschlechtsorgane und Segmentalorgane auch so in beiden Gruppen überein, freilich nicht in Bezug auf ihre Ausmündung: bei den Würmern tritt ihr Ausführgang in das Seitenfeld, bei den Wirbelthieren verläuft er in der Leibeshöhle nach hinten. Die Musculatur stimmt überein; aber dies liegt darin, dass sie bei beiden Thiergruppen sowohl in der dorsalen wie in der ventralen Mittellinie ursprünglich unterbrochen und erst später mit einander verwachsen ist. Wenn man aber nun den Durchschnitt eines Körpergliedes von einem Ringelwurm so dreht, dass

sein Bauchstrang nach oben zu liegen kommt (s. Taf. III. Fig. 8), so ist die Uebereinstimmung zwischen Wurm und Wirbelthier eine fast ganz vollständige. Ganz wie bei den Wirbelthieren folgt nun dicht unter der Haut das Centralnervensystem (Fig. 6 und 8 n), unter diesem der von *Leydig* entdeckte, schon von *Kowalevsky*[1]) der chorda dorsalis verglichene Faserstrang (ch); wie bei den Wirbelthieren sind beide Theile von einer gemeinsamen bindegewebigen Scheide umgeben (Fig. 6 und 8 ch. s.); dieser Scheide legt sich nach unten das sogenannte Bauchgefäss, welches meistens nicht contractil ist, an, mit arteriellem von vorn nach hinten gerichtetem Blutstrom (a), darauf folgt der Darm (tr) und unter diesem das sogenannte Rückengefäss (v), welches wie das Herz der Fische und aller Wirbelthierembryonen venöses Blut enthält mit der Stromesrichtung von hinten nach vorn; es ist ausnahmslos contractil. Bei vielen Kiemenwürmern, welche nur am Kopfende echte Kiemen tragen (z. B. Terebella), entspricht den Kiemen sogar ein stark erweiterter vorderer Abschnitt desselben, der nach seiner Lagerung und seiner Beziehung zu den Athmungsorganen genau dem Herzen der Fische entspricht. Die äusseren Kiemen dieser Terebellen lassen sich dann ohne Weiteres den äusseren Kiemen der Plagiostomen, Ganoiden und Amphibienlarven vergleichen; es sind diese Organe der Wirbelthiere mitvererbte Eigenthümlichkeiten der Wurmurform. Wiederholte Untersuchungen des Vorderendes der tubicolen Anneliden werden hier vielleicht auch auf Spuren von Kiemenöffnungen führen, wie schon *Agassiz*[2]) darauf aufmerksam macht, dass vielleicht die Wimpergruben mancher Nemertinen und die des Polygordius den Kiemenspalten von Balanoglossus entsprechen möchten Unter dem venösen Gefäss findet sich bei den Würmern kein wesentliches Organ mehr, gerade wie bei den Wirbelthieren. Die Beziehungen der Musculatur und der Segmentalorgane sind dieselben geblieben; die früher ventrale Mittellinie ist nun zur dorsalen geworden und umgekehrt.

Die einzelnen hier nur kurz angedeuteten Puncte verlangen eine eingehendere Besprechung, da der gemachte Vergleich den herrscheuden Anschauungen in wesentlichster Weise widerspricht.

Es wird durch meine Deutung zunächst das gegliederte Bauchmark der Anneliden mit dem Rückenmark und Gehirn der Wirbelthiere identi-

---

[1]) *Kowalevsky*, l. c. p. 20.

[2]) *A. Agassiz*, The history of Balanoglossus and Tornaria. Memoirs of the American Academy of Arts Sciences Vol. IX. 1873. p. 434, 435.

ficirt; während wohl Mancher[1]) an dem unbewiesenen Dogma festhält, es sei das obere Schlundganglion allein dem Gehirn der Vertebraten zu vergleichen. Gegen diese letztere Annahme spricht die von *Leuckart*[2]) für den Blutigel festgestellte Thatsache, dass das obere Schlundganglion aus einer tieferen Anlage und nicht, wie das Bauchmark, aus dem Ectoderm hervorgeht. Die Ganglienkette der Würmer aber (und Arthropoden) entsteht genau wie bei Wirbelthieren durch eine Abschnürung vom Ectoderm her. Man könnte einwenden, für die Wirbelthiere sei die Bildung einer Rückenrinne, die Umbildung dieser zum Rückenmarksrohr massgebend, und erst in zweiter Linie die Entstehung aus dem Ectoderm. Diese früher scheinbar berechtigte Annahme wird widerlegt durch die Entstehung des Nervensystems der Forelle; nach den übereinstimmenden Angaben von *Kupfer*[3]), *Götte*[4]), *Schapringer*[5]) und *Oellacher*[6]) bildet sich dasselbe aus der soliden Zellenmasse des Axenstranges, der ursprünglich mit dem Ectoderm direct zusammenhängt und sich allmälig von ihm sondert; die ursprünglich vorhandene Rückenfurche verflacht sich und verschwindet schliesslich ganz. Genau ebenso verhalten sich Lumbricus und Euaxes nach *Kowalevsky* (s. Taf. III. Fig. 1—4): eine Rinne theilt den Primitivstreifen äusserlich in zwei symmetrische Hälften; sie geht aber bald wieder verloren und von dem im Keimstreifen sich verdickenden Ectoderm trennt sich allmälig das centrale Nervensystem ab. In den auf Taf. III. Fig. 1—4 mitgetheilten nur für meinen Zweck passend angemalten aber sonst getreuen Copien von Zeichnungen *Oellacher*'s und *Kowalevsky*'s tritt diese Uebereinstimmung ohne Weiteres hervor. Auch die scharfe segmentale Gliederung des Nervensystems bei Gliederwürmern beweist nichts gegen diese Auffassung; denn sie ist bei allen Wirbelthieren durch

---

1) *Gegenbaur* freilich sagt ausdrücklich, dass das Gehirn der Gliederthiere dem Gehirn der Wirbelthiere nicht morphologisch identisch sei; aber diese Anschauung ist einmal nicht ganz durchgedrungen, wie man aus dem wunderbaren Artikel von *Paasch* (Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 34, 1873 „Von den Sinnesorganen der Insekten im Allgemeinen etc.") ersehen kann; andererseits beruht *Gegenbaur*'s Zurückweisung der Homologisirung vom Gehirn der Gliederthiere und Wirbelthiere auf der falschen Ansicht, dass zwischen beiden Gruppen überhaupt gar keine morphologische Uebereinstimmung im Nervensysteme gefunden werden könne.

2) *Leuckart*, Parasiten I. p. 705.

3) *Kupfer*, Beobachtungen in der Entwicklung der Knochenfische. Arch. für microsk. Anat. 1868. Bd. 4.

4) *Götte*, Centralblatt für die medic. Wissensch. 1869. No. 26.

5) *Schapringer* in *Brücke*, Vorlesungen über Physiologie 1873. Bd. II. p. 279.

6) *Oellacher*, Beiträge zur Entwickelung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Z. f. w. Z. 1873. p. 1—115. Taf. I—IV.

den segmentalen Ursprung der Spinalnerven festgehalten, und sogar bei Orthagoriscus und Triglaarten selbst im Rückenmark noch angedeutet. Meines Wissens fehlen histologische Untersuchungen vom Rückenmark dieser Fische; so dass es selbst möglich wäre, dass nicht blos äusserlich die Trennung desselben in Ganglienknoten angedeutet, sondern auch histologisch wie bei Gliederwürmern festgehalten wäre.

In Bezug auf die Entstehungsweise sind also hiernach Bauchganglienkette der Gliederwürmer mit dem Rückenmark und Gehirn der Wirbelthiere zu identificiren. Es fragt sich nur, ob nicht Einwände gegen die morphologische Entwerthung des oberen Schlundganglions der Ringelwürmer als einzigen dem Centralnervensystem der Wirbelthiere etwa gleichzustellenden Organs vom Standpuncte der früheren Auffassung zu erheben sein würde.

Ich sehe hierbei ganz ab von dem wohl sicherlich, auch nach der älteren Auffassung misslungenen Versuch *Leydig*'s, das obere Schlundganglion der Gliederthiere (Insecten etc.) mit dem Gehirn der Wirbelthiere selbst bis in feine Einzelheiten hinein zu vergleichen; denn zunächst habe ich nur die Beziehungen der Wirbelthiere zu den Anneliden zu untersuchen. Man könnte für die alte Auffassung einmal die Entstehungsweise, dann die histologische Structur und endlich die Verbindung mit andern typischen Theilen, namentlich den Sinnesorganen, in's Feld führen. Die erstere aber ist, wie schon hervorgehoben, nach *Leuckart* beim Blutigel durchaus verschieden von der des Gehirns der Wirbelthiere und von anderen Ringelwürmern ist nichts über die Bildungsweise des oberen Schlundganglions bekannt. Dass die Art der Verbindung zwischen Sinnesorganen und Centralnervensystem nicht für die Homologisirung der Theile des letzteren bei verschiedenen Thieren benutzt werden kann, geht aus der Thatsache hervor, dass selbst in sehr nahe verwandten Gruppen Ohren und Augen mit morphologisch nicht vergleichbaren Theilen des Nervensystems verbunden sein können; ich erinnere hier nur an die Gehörorgane der Krebse, welche bald im Schwanzgliede vom letzten Bauchganglion, bald in der Fühlerschuppe vom oberen Schlundganglion innervirt werden; selbst an demselben Thiere können physiologisch gleiche Sinnesorgane, nemlich Augen, an 2 ganz unvergleichbaren Körperstellen angebracht sein, wie z. B. bei Euphausia [1]), welche ausser den Kopfaugen auch solche

---

1) Hier bemerke ich beiläufig, dass diese Entdeckung nicht von *Claus*, sondern zuerst von mir gemacht wurde, was *Gegenbaur* (vergl. Anat. 2. Aufl. p. 379) nicht zu wissen scheint. Meine kurze Beschreibung in meinem Reisebericht (Z. f. Z. 1862

am Bauche trägt. Was endlich drittens die histologische Structur betrifft, so besteht zunächst insofern ein Unterschied, als sich bei den Würmern kein Centralcanal entwickelt, aber dieser fehlt im oberen Schlundganglion gleichfalls; es ist ferner die Anordnung der Ganglienzellen und der Nervenfasern eine andere, als bei den meisten Wirbelthieren, aber bei den Petromyzonten liegen auch wiederum die Ganglienzellen ganz anders, als bei den übrigen Fischen. Auf diese histologischen Unterschiede ist also kein Gewicht zu legen; die innerhalb derselben Thiergruppe stattfindenden Unterschiede beweisen nur, dass die ursprünglich gleichartige Anlage sich nach sehr verschiedener Richtung hin umbilden kann.

Gegen die Annahme, es seien die Ringelwürmer die nächsten Verwandten der Wirbelthiere, liesse sich ferner die Chorda der letzteren in's Feld führen. Es lässt sich nicht läugnen, dass der Faserstrang, welcher aus 3 Theilen bestehend von *Leydig* beim Regenwurm entdeckt, später von *Claparède* genauer untersucht und auch bei Meeresanneliden gefunden wurde, in seiner Structur wesentlich von derjenigen der Wirbelthierchorda abweicht. Diese besteht aus eigenthümlich metamorphosirten Zellen mit doppelter Umhüllungsschicht; jener dagegen aus Fasern, welche von keiner besonderen Scheide umgeben sind. Man hat sich indessen längst daran gewöhnt, die Vergleichung zweier Theile nicht bloss nach ihrer Structur im ausgebildeten Zustande, sondern auch nach ihren Lagerungsbeziehungen zu andern Theilen und ganz besonders nach ihrem Entstehen durchzuführen. Thut man dies hier, so stellt sich das Resultat schon wesentlich anders. Der Faserstrang liegt (s. Taf. III. Fig. 8 ch) unterhalb des Centralnervenstranges — wie die Chorda der Wirbelthiere — und ist von der bindegewebigen Hülle, welche auch jenen einschliesst, mit umgeben, gerade so, wie bei Wirbelthieren die skelettbildende Schicht sich von den Urwirbeln her um das Rückenmark und die Chorda gleichzeitig herumlegt. In beiden Gruppen lagert sich unmittelbar dieser Chordaumhüllung in der Mittellinie ein Gefäss an, welches arterielles Blut vom Kopf zum Schwanze führt. Die Entwickelung des Faserstranges ist leider ganz unbekannt. Doch kann darauf hingewiesen werden — was ich in der schematischen Zeichnung Fig. 1 u. 2 auszudrücken mir erlaubte — dass nach *Kowalevsky*'s Abbildungen unter der Anlage des Nervensystems, zwischen dieser und dem Darmdrüsenblatt Zellengruppen angedeutet sind, welche gerade an der

---

Bd. 11, p. 107) ist völlig ausreichend, um meinerseits verlangen zu können, dass mein Name hier genannt werde — wenn der Schreiber eines Lehrbuchs überhaupt einen Gewährsmann citiren wollte.

Stelle liegen, an welchen man die Entwicklungsstadien der Wurmchorda anzutreffen erwarten sollte; *Kowalevsky* macht im Text ausserdem selbst darauf aufmerksam. Genauere Untersuchungen in Bezug auf diesen Punct können allerdings erst eine ganz bestimmte Antwort ermöglichen.

Selbst aber wenn die hier gebrauchte Bezeichnung des bekannten Faserstranges als Wurmchorda sich als unzutreffend erweisen sollte, so wäre damit meiner Ueberzeugung nach nicht im Entferntesten der Nachweis geliefert, dass nun die von mir vertretene Ansicht der nahen Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und Gliederwürmer fallen zu lassen sei. Denn der Mangel einer chorda bei den jetzt lebenden Anneliden würde nur beweisen, dass die ihnen und den Vertebraten gemeinschaftliche Stammform mit einer solchen — welche man allerdings aus den bekannten schon von *Gegenbaur* angedeuteten Gründen annehmen muss — ausgestorben oder nicht gefunden worden sei. Solche Lücken sind äusserst zahlreich. Trotzdem man z. B. bis jetzt noch keine Uebergangsglieder zwischen Schildkröten und den übrigen Reptilien gefunden hat, rechnet man sie doch zu ihnen und zwar gewiss mit Recht. Man legt dabei eben auf die Gesammtheit der Charactere den Nachdruck. Wollte man im Gegensatz hierzu die Anneliden bloss wegen des auch nur hypothetisch anzunehmenden Fehlens einer Chorda von den Wirbelthieren entfernen, diesen letzteren aber, wie bisher geschehen, auch den Amphioxus anreihen, weil er eine solche besitzt, so müsste man auch in consequenter Durchführung des Verfahrens sämmtliche Ascidien mit einer Chorda zu den Wirbelthieren stellen, die ohne eine solche (Molgula) aber nicht. Man thut dies aber nicht in dem ganz richtigen Gefühle, dass die Gesammtheit der zusammenstimmenden Charactere doch eben mehr Gewicht hat, als ein einziger sporadisch auftretender: so wichtig dieser auch in der theilweise an ihn geknüpften weiteren Ausbildung einer anderen Thiergruppe werden mag. Auf diesen Punkt komme ich später zurück. Einstweilen mögen diese Bemerkungen genügen, um die Ansicht zu begründen: dass die fast alle Organe betreffende Uebereinstimmung im Bau eines Haifischembryo's und eines Gliederwurms weit gewichtigere Gründe für ihre nahe Stammesverwandtschaft liefert, als der Mangel einer Chorda gegen dieselbe. Würde sich aber die von *Kowalevsky* zuerst geäusserte, von mir aufgenommene Vermuthung bestätigen, dass der Faserstrang unter der Ganglienkette der Anneliden wirklich eine ihrer Entstehung und Lagerung nach der Wirbelchorda zu vergleichende nur eigenthümlich metamorphosirte Wurmchorda sei, so würde damit auch das letzte Argument gegen meine Anschauung hinweggeräumt sein.

Ausser der chorda als Vorläufer des Skeletts kann noch die Lage und Bildungsweise des Kiemensackes der Wirbelthiere (resp. ihrer Embryonen) als ganz besonders typisch angesehen werden; und da den jetzt lebenden Ringelwürmern ein solcher zu fehlen scheint, so liesse sich hieraus ein zweites gegen die von mir behauptete Verwandtschaft dieser Thiergruppen anzuführende Argument ableiten. Aber auch dieses ist leicht zu widerlegen. Einmal tritt derselbe später auf, als die Urwirbel; bei der Forelle finden sich nach *Oellacher* am 26. Tage schon 6 wohl ausgebildete Urwirbel, während die erste Kiemenspalte erst am 29. Tage erscheint. Dann aber gibt es auch gegliederte Würmer, welche einen Kiemenkorb haben, der sich dem des Amphioxus, der Ascidien und der Wirbelthier-Embryonen vollständig anschliesst; es fehlen sogar die Knorpelstrahlen nicht, welche dem Amphioxus zukommen. Es sind dies die merkwürdigen Balanoglossus, welche *Gegenbaur* mit vollem Recht zu Repräsentanten einer besondern Thiergruppe der Enteropneusti erhoben hat. Es scheint mir ferner sehr wahrscheinlich, dass genauere Untersuchungen auch den Polygordius Schneider sowie vielleicht sogar die Nemertinen hier anreihen werden. Da nun der Balanoglossus ein ganz entschieden segmentirter Wurm ist, bei welchem vielleicht eine sorgfältige Untersuchung in den segmentweise sich wiederholenden Drüsenpaketen echte Segmentalorgane, denen der Blutigel vergleichbar, erkennen wird, so wäre das Fehlen des Kiemenkorbs bei den anderen Anneliden nur als eine Rückbildung, der Balanoglossus dagegen als diejenige Form aufzufassen, welche unter den jetzt lebenden Würmern — soweit wir wissen — der gemeinschaftlichen Stammform der eigentlichen Anneliden und Vertebraten am nächsten käme. Man kann wohl sagen, dass für die Vertebraten und Tunicaten die Bildung des Kiemenkorbes ganz besonders und fast ebenso characteristisch sei, wie die Chorda; wollte man also diesen einen Character besonders betonen, so würde man wieder genöthigt sein, den Balanoglossus den Vertebraten anzureihen, den man aber wegen der Gesammtheit seiner Charactere wohl beständig zu den Würmern stellen wird, ganz abgesehen davon, dass ihm, wie es scheint, jede Spur einer chorda fehlt.

Die speciellen aus der veränderten Auffassung hervorgegangenen Folgerungen sind also weit davon entfernt, zu Absurditäten zu führen; keine einzige Schwierigkeit bleibt unwiderleglich oder ist grösser, als die mit jeder anderen Anschauung auch verbundene; die Unmöglichkeit, in allen einzelnen Fällen auf die sich ergebenden Fragen eine schlagende Antwort zu liefern, beruht eben in der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse. Aber diese ist der älteren Ansicht womöglich noch ungünstiger

und nur die Macht der Gewohnheit hat eine Menge von willkürlichen jener Ansicht als Folge entsprungenen Annahmen zu Dogmen gestempelt, welche sich bisher hartnäckig einer ernsten Prüfung entzogen haben.

Das allgemeinste dieser Dogmen ist die Annahme von der Uebereinstimmung derjenigen Körperregionen der Wirbelthiere und Würmer, welche man bei ihnen Bauch und Rücken nennt. Durch die Erkennung der nahen Verwandtschaft dieser Thiere, in Folge der Entdeckung der Segmentalorgane der Haie, wird nun aber der Bauch der Anneliden (und somit auch der Arthropoden) dem Rücken der Wirbelthiere gleichgestellt. Es ist dies die alte, längst von der Schule zu den Todten gelegte Ansicht *Geoffroy St. Hilaire*'s, welche *Gegenbaur* so gründlich abgethan wähnt, dass er den Hinweis auf dieselbe mit einem Ausrufungszeichen begleitet. Es ist nicht meine Aufgabe, hier die *Geoffroy*'sche Argumentation oder die entgegengesetzte seiner Gegner zu beleuchten; noch weniger kann ich an dieser Stelle eine ausführliche Kritik der Ansicht *v. Baer*'s geben, welcher meint, durch den Nachweis, dass fast alle sich festsetzenden Thiere dies mit dem Rücken, aber nie mit dem Bauche thun, auch den Beweis liefern zu können, dass nun bei allen Thieren Bauch und Rücken morphologisch vergleichbare Theile seien. Einmal ist es nicht ganz richtig, dass es keine mit der Bauchseite festsitzenden Thiere gäbe: Tridacna sitzt mit dem Bauche regungslos fest, gewisse bohrende Seeigel leben mit ihrer Bauchseite nach unten in den von ihnen selbst gebohrten Höhlungen, die sie aber nie verlassen können, manche halbparasitische Schnecken (Capulus, Coralliophila, Calyptraea etc.) sitzen mit der Bauchseite an Korallen und Steinen und zwar mitunter so tief in diese eingesenkt, dass von einem Aufgeben ihres Wohnplatzes nicht die Rede sein kann. Auf diese Beispiele lege ich übrigens kein grosses Gewicht. Viel wichtiger ist schon die Thatsache, dass bei den Echinodermen Bauchseite und Rückenseite gar keine morphologisch brauchbaren Regionen sind; die Unmöglichkeit einer morphologischen Orientirung nach dem physiologischen Bauch und Rücken hat bei diesen Thieren bekanntlich zu der durch *J. Müller* gegebenen Unterscheidung eines Biviums und Triviums geführt. Weitaus das Wichtigste aber scheint mir persönlich dies zu sein: dass überhaupt von einer morphologischen Vergleichung zwischen den verschiedenen Thieren gar nicht mehr die Rede sein kann, wenn man nach physiologischen Begriffen die Orientirung ihres Körpers vornimmt und nach dieser nun auch die einzelnen Glieder desselben zu vergleichen versucht. Man kommt dann zu den schon oben mehrfach hervorgehobenen, allerdings bis jetzt allgemein und auch von mir noch bis vor Kurzem

getheilten, aber doch irrthümlichen Anschauung der Unmöglichkeit eines morphologischen Vergleichs der Ganglienkette der Gliederthiere und des Rückenmarks der Wirbelthiere, trotz der Identität ihrer Entstehung; man kommt dann zur Identificirung der Sinnesorgane, der Drüsen, der Bewegungsorgane etc, kurz, der physiologisch gleichwerthigen Organe, vorausgesetzt natürlich, dass man die physiologische Vergleichsmethode consequent anwendet. Nun ist aber längst nachgewiesen, dass aus einer morphologisch übereinstimmenden Anlage physiologisch sehr verschiedene Organe werden können; die analoge Einsenkung aus der Epidermis in die Cutis bildet hier Haare oder Federn, dort Drüsen oder selbst Theile von Sinnesorganen, für sie alle stellt man einen den gemeinsamen Character des gleichen Ursprungs andeutenden Begriff auf. So gut wie nun aus einem embryonalen Epidermisfollikel hier ein Haar, dort eine Drüse oder ein Sinnesorgan werden kann, ebensogut kann nach meiner Ueberzeugung die Schicht des Ectoderms, welche durch Einstülpung das centrale Nervensystem bei Wirbelthieren und Gliederthieren in principiell übereinstimmender Weise liefert, hier auf die Seite des physiologischen Bauches, dort auf die des Rückens zu liegen kommen. Die physiologische Bedeutung dieses Unterschiedes ist allerdings eine sehr grosse, und auf ihr beruht vielleicht, wie ich hoffentlich bald Gelegenheit haben werde, auseinanderzusetzen, der grosse Vorsprung, welchen in der weiteren Ausbildung die Wirbelthiere den Gliederthieren abgewonnen haben.

Unter keinen Umständen kann ich hiernach die bisherige Bezeichnung von Bauch und Rücken bei Wirbellosen und Wirbelthieren als ein stichhaltiges Argument gegen die Identificirung der Segmentalorgane der Haie und Anneliden und gegen die daraus direct entspringende Anschauung ansehen, dass nicht die Ascidien, wohl aber die Ringelwürmer die nächsten Verwandten derjenigen Urformen seien, aus denen einerseits die Annulaten und Arthropoden, andrerseits die Vertebraten hervorgegangen sind [1]).

---

[1]) Es wäre am Schluss dieses Capitels der Ort, auf die von *Haeckel* in seiner Gastraea-Theorie mitgetheilten Anschauungen und der Vergleichung dienenden schematischen Bilder einzugehen. Ich unterlasse dies jedoch, weil ich es für völlig überflüssig halte; eine gelungene Kritik seiner Ansichten würde er einfach ignoriren, oder damit zu schlagen versuchen, dass er Autoritäten für seine Meinung in's Feld führte oder eine eben so haltlose Hypothese aufstellte. Einer sorgfältigen Kritik seiner eigenen Gedanken oder einer vorurtheilslosen Würdigung der Argumente anders denkender Beobachter ist *Haeckel*, wie es scheint, nicht mehr fähig.

IV. Ein Aufbau im modernen Stile.

So wenig ich sonst geneigt wäre, den Folgerungen aus dem Obigen zu weit nachzugehen, und mich gleichfalls in der Aufstellung hypothetischer Stammbäume des Thierreichs zu versuchen, so will ich mich diesmal doch aus verschiedenen Gründen der herrschenden Mode anschliessen. Ich lege dem hier folgenden Stammbaum zum Theil die Urniere oder das Segmentalorgan zu Grunde, weil dieses abgesehen vom Darmcanal eines der weitestverbreiteten Organe ist, zum Theil gründe ich ihn auf die Ueberzeugung, dass der in allen Lehrbüchern als ein wesenloser Schatten spukende Stamm der Würmer in der That gar keine Berechtigung zur Existenz hat. Ich gebe hier gleich den Stammbaum und schliesse daran einige Bemerkungen erst specielleren dann allgemeineren Inhalts.

Monophyletischer Stammbaum des Thierreichs, gegründet auf die Urnierentheorie und die Gesammtheit der Organisation der Thiere.

Ueber die Beziehungen der Protozoen zu den Metazoen ist man so ziemlich im klaren; ich habe jene daher im Schema weggelassen, da sie von der veränderten Auffassung nicht wesentlich berührt werden. Ebenso wenig will ich hier die Frage discutiren, ob man als Urform der Metazoen die Planula oder Gastrula anzusehen habe; ich meinerseits ziehe die Planula vor. Aus ihr sind nach meiner Anschauung zwei Hauptstämme entstanden: die Urmagenthiere und die Urnierenthiere.

Typisch für die Magenthiere ist die Gastraea, aus deren ursprüngich blindsackförmigem Magen einerseits das Canalsystem der Coelenteraten, andrerseits das Ambulacralgefässsystem und die Leibeshöhle der Echinodermen entstanden sind. Ueber das coelenterische System der Coelenteraten habe ich bereits mehrfach meine Meinung geäussert und ich befinde mich in Bezug auf dasselbe wesentlich in Einklang mit *Haeckel*; durchaus abweichend aber von der meinigen ist bekanntlich des Letzteren Ansicht über die Echinodermen, die er als stockbildende Gliederwürmer ansieht. Einen früher schon von mir hervorgehobenen Einwand [1]), der aber von *Haeckel* gänzlich unbeachtet gelassen worden ist, will ich wiederholen: es entsteht die Holothurie gar nicht aus 5 gesonderten Antimeren, wie seine Hypothese das verlangt. Es kommt Folgendes hinzu. Die primitive Anlage eines Anneliden setzt sich aus zwei seitlichen Hälften des Keimstreifens zusammen, die in den beiden Mittellinien, also in der Sagittalebene, miteinander verwachsen, während die primitive Anlage der radiären Theile eines Echinoderms sich seitlich verbindet durch Verwachsen einer dorsalen und einer ventralen Hälfte. Die Aehnlichkeit in der Knospung neuer Glieder bei Würmern und Echinodermen bedingt keine Identität des Vorganges. Hinzufügen will ich noch, dass nach *Mecznikow*'s [2]) Untersuchungen die Leibeshöhle der Echinodermen aus der Verwachsung der zwei wurstförmigen Körper *Müller*'s hervorgeht; sollte sich dies Resultat bestätigen, so fehlte ihnen die eigentliche Leibeshöhle (Pleuroperitonealhöhle). Jedesfalls aber ist das hauptsächlich den Typus der Echinodermen bestimmende Glied, das Wassergefässsystem, hervorgegangen aus dem primitiven Darm der Larve. Eine Schwierigkeit bieten nur die Crinoiden, bei welchen ich dasselbe auf das Entschiedenste läugnen muss; ihre Larvenform erinnert auffällig an die Polypengestalt der Coelenteraten und scheint mir mindestens ebenso nahe Beziehungen zu diesen anzudeuten, wie in der Ausbildung der Skeletttheile namentlich

---

1) *Semper*, Holothurien p. 191, 192.

2) *Mecznikow*, Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Z. f. w. Z. 1874. Bd. 24.

der Cystideen und Blastoideen solche zu den Seeigeln gegeben zu sein scheinen. Dieser letztere Punct dürfte einer erneuten Untersuchung werth sein. Der Auffassung der nahen Stammverwandtschaft zwischen Ringelwürmern und Echinodermen günstig — aber nicht in *Haeckel*'schem Sinne — scheint eine Parallele zwischen gewissen Organen der Sipunculiden und Holothurien, die ich[1]) zuerst aufgestellt habe. *Gegenbaur*[2]) hat sie dann später, freilich ohne mich zu nennen, reproducirt. Bei den echten Sipunculiden kommen Wimpertrichter vor, welche ich auch jetzt noch nach *Ray Lankester*'s[3]) Mittheilung hierüber in Bezug auf Structur und Vorkommen besser kenne als irgend Einer; sie sind nicht hohl, führen in keine Gefässe und sind in keiner Weise mit den Segmentalorganen der Anneliden zu vergleichen. Bei einer andern Gruppe (Thalassema, Bonellia) finden sich 2 Schläuche am Enddarm mit Wimpertrichtern, die sich in die Leibeshöhle öffnen. Diese werden vielleicht umgewandelte Segmentalorgane sein, obgleich ausser ihnen auch ganz typische, bei Thalassema sogar bis zu 3 Paar vorhanden sind. Bei Synapten kommen ähnliche Wimpertrichter vor, wie bei Phascalosoma, in ähnlicher Verbreitung; auch hier stehen sie, wie ich auf's Entschiedenste wiederholen muss, mit keinen Gefässen oder Hohlräumen in Verbindung. Die Holothurien, welche wie die Thalassemen, derselben entbehren, zeigen, wie diese, am Enddarm zwei oder drei Blindsäcke, welche mit denen von Bonellia namentlich grosse Aehnlichkeit haben. Jetzt muss ich freilich erklären, dass ich in diesem Parallelismus doch nur eine Zufälligkeit sehen kann. Uebrigens würde, wenn er sich doch als Andeutung genealogischer Verwandtschaft erweisen sollte, damit die *Haeckel*'sche Wurmtheorie der Echinodermen den stärksten Stoss erleiden; denn bei keiner andern Echinodermengruppe sind solche den Segmentalorganen der Würmer zu vergleichende Organe in typischer Ausbildung vorhanden, nicht einmal bei den Asteriden, obgleich diese die Stammformen sein sollen, aus welchen erst durch Reduction die Holothurien entstanden wären.

Der zweite Stamm ist der der ungegliederten Urnierenthiere, als deren wesentlichste Eigenthümlichkeit ich die aus dem mittleren Keimblatt hervorgehenden Segmentalorgane ansehe, welche sowohl bei den ungegliederten wie bei gegliederten Thieren deutlich erkennbar erhalten geblieben sind. Den einfachsten ungegliederten Typus festgehalten haben

---

1) Holothurien p. 190.

2) Handbuch 2. Aufl. p. 261.

3) *Lankester*, Summary of Zoological Observations made at Naples et Ann. N. Hist. 4. Ser. 1873. Vol. 11. p. 89.

die Plattwürmer (Scoleciden), deren Larven mitunter[1]) auch den frei in die Leibeshöhle sich öffnenden Wimpertrichter des Segmentalorgans aufweisen; grösstentheils sind freilich diese Segmentalorgane in eigenthümlicher, für die ganze Classe typischer Weise umgebildet. Wegen der in vielen Organen auftretenden Gliederung und der Ausbildung eines Blutgefässsystems scheide ich die Nemertinen als Rhynchelminthes aus und reihe sie den eigentlichen Anneliden an, eine Beziehung dieser letzteren zu den Bandwurmcolonien kann ich jedoch gegen *Gegenbaur* nicht erkennen. Die Ausbildung der Glieder der letzteren geht in ganz anderer Weise vor sich, wie die Segmentirung der Ursegmente im Keimstreifen z. B. des Euaxes; bei diesem ist das hinterste Glied immer das jüngste, bei den Bandwürmern aber ist es ausnahmslos das älteste.

Durch Gliederung des einfachen Urnierenthieres haben sich dann die gegliederten Urnierenthiere entwickelt. Hier finden sich aber gewaltige Lücken in unserer Kenntniss, die vorläufig nicht auszufüllen sind. Daraus nemlich, dass bei Wirbelthieren, Acranien, gewissen Tunicaten und wahrscheinlich auch den Anneliden sich ein Zellenstrang zu einer Chorda dorsalis ausbildet, ehe noch die Gliederung in Urwirbel oder Ursegmente eingetreten ist, kann man schliessen, dass auch die ungegliederte Urform der genannten Thiere, d. h. also das zum gegliederten Urnierenthier werdende Individuum eine Chorda gehabt habe. Ein solches kennen wir aber bis jetzt noch nicht. Als dem Typus der gegliederten Urnierenthiere am Nächsten kommend sehe ich den zu den Anneliden noch einstweilen zu stellenden Balanoglossus an; andererseits lässt dieser gewisse Beziehungen zu den Nemertinen sowohl wie zu den merkwürdigen Polygordius erkennen, die jedoch erst durch genauere auf bestimmte Puncte gerichtete Untersuchungen aufzuklären sind. Bezeichnend wären hiernach für die gegliederten Urnierenthiere erstlich die Urnierenanlage, zweitens die Ursegmente und drittens der Kiemenkorb, welcher bei Balanoglossus genau so wie beim Amphioxus gebildet ist.

Dieser Stamm hat sich dann wieder gespalten in die zwei Aeste der Protannulata und der Protomollusca. Mit jenem Namen bezeichne ich die hypothetisch anzunehmende Urform aller Thiere, bei welchen die Gliederung der Ursegmente unter theilweiser Veränderung derselben, ferner die segmentweise Wiederholung der Urnierenanlagen ziemlich scharf fest-

---

[1]) *Thiry*, Beiträge zur Kenntniss der Cercaria macrocerca Filippi. Z. f. w. Z. Bd. 10. Taf. XX. Fig. 4. p. 272. Dies Thier hat eine Leibeshöhle; trotzdem müssen — *Haeckel* sagt es ja, Gastraea p. 52 — die Plathelminthen zu seinen Acoelomi gehören! Die Hypothese verlangt das eben.

gehalten worden ist, während sich die Kiemenkorbanlage in der einen Gruppe der Wirbelthiere weiter ausgebildet, in der andern der Anneliden gänzlich (?) zurückgebildet hat. Mit diesen letzteren in innigster Beziehung stehen die Arthropoden, bei welchen vielleicht sogar in dem Tracheensystem ein eigenthümlich metamorphosirtes Homologon der bei den Anneliden und Vertebraten gleichfalls mehrfach umgewandelten Segmentalorgane (Urnieren) zu sehen sein dürfte. Ich begründe diese Vermuthung durch die Entstehungsweise der Tracheen bei der Biene nach *Kowalevsky*; auch sind die Lagerungsbeziehungen derselben zu den übrigen Organen wesentlich dieselben wie die der Segmentalorgane bei den Anneliden. Sorgfältige Untersuchungen über die Bildungsweise des drüsigen Theils der Tracheen werden abzuwarten sein, ehe sich hierüber ein bestimmterer Ausspruch thun lässt. Die Nematoden geben sich durch ihre Musculatur und die Seitenlinien als nahe Verwandte der Anneliden zu erkennen, sind aber durch die eigenthümliche Ausbildung des in den Seitenlinien befindlichen Canalsystems, durch die abgekürzte Entwickelung und das vollständige Aufgeben der Segmentirung und der Segmentalorgane doch recht scharf gesondert. Auch die Rotatorien bilden eine Gruppe für sich, von der es sogar sehr fraglich ist, ob sie überhaupt an diesen Ast der Protannulata anzuschliessen ist; ich habe sie fragweise hiehergestellt, weil ihre Segmentalorgane mehrfach paarig vorhandene in die Leibeshöhle sich öffnende Segmentaltrichter aufweisen.

Der andere Ast der Protomollusca hat dagegen fast gänzlich die primäre Gliederung in Ursegmente und Segmentalorgane aufgegeben, während der Kiemenkorb theils in typischer Ausbildung erhalten geblieben, theils nach anderer Richtung hin zu symmetrisch gestellten Kiemen umgewandelt worden ist. Ueber die nahe Verwandtschaft der eigentlichen Mollusken (Cephalopoden, Cephalophoren und Lamellibranchien) mit den Brachiopoden besteht fast vollständige Uebereinstimmung; nur *Morse* [1]) verficht den Satz, dass die Brachiopoden echte Würmer seien und er begründet ihn wesentlich auf die Wurmähnlichkeit ihrer Larvenformen und die Anwesenheit der Segmentalorgane in ganz typischer Gestalt. Dass die früher für Herzen gehaltenen, factisch aber als Ei oder Samenleiter fungirenden braunen Schläuche der Lingula, Terebratula etc. den Schleifencanälen der Anneliden entsprechen, hat schon *Gegenbaur* anerkannt; gleichzeitig aber hat dieser Zoologe auch darauf hingewiesen, dass die Nieren der übrigen Mollusken genau nach dem Typus derselben Organe gebaut

---

[1]) *Morse*. On the Systematic Position of the Brachiopoda. Proceed. Boston Soc. N. H. Vol. XV. 1863.

und gelagert sind. Ich kann dies nach eignen Untersuchungen durchaus bestätigen und füge nur hinzu, dass die Segmentaltrichter da, wo sie sich in den Herzbeutel öffnen, bei Tridacna in ausgezeichnetster Weise an die Flimmertrichter der Anneliden erinnern, mehr als bei irgend einer andern Muschel. Trotzdem hat *Gegenbaur*, und gewiss mit Recht, die Mollusken so wenig, wie die Brachiopoden zu den Würmern gestellt; denn wenn auch die Segmentalorgane in entschiedenster Weise auf eine beiden Gruppen zukommende Urform hinweisen, so ist andrerseits ihre Organisation in ihrer Gesammtheit doch wiederum eine so abweichend nach verschiedener Richtung hin ausgebildete, dass diese Abweichung ihren Ausdruck im Systeme finden muss. Auf die Larvenähnlichkeit aber ist gar kein Gewicht zu legen; denn die gleiche Form findet sich auch bei echten Mollusken, den Planarien, Echinodermen und manchen Coelenteraten: es ist eben die bilaterale Planula (oder Gastrula, wenn man will). Im Hinblick auf den Mangel aller Gliederung bei den ausgebildeten Thieren könnte vielleicht sogar die Ansicht aufgestellt werden, dass diese Mollusken direct aus den ungegliederten Urnierenthieren, wie die Scoleciden, hervorgegangen seien; indessen glaube ich doch in manchen Verhältnissen die Andeutung zu finden, dass die Mollusken aus ursprünglich gegliederten Thieren wieder zu ungegliederten geworden sind durch eine Art rückschreitender Metamorphose. Diese Thatsachen sind kurz folgende. Unter den Cephalophoren ist die Gattung Chiton durch eine Larve ausgezeichnet, welche ungemein stark an die eines Ringelwurms erinnert; dazu kommt die Segmentirung des Rückens, die auch noch in den Schalen angedeutet ist und die Entwickelung der Randstacheln nach dem Typus der Annelidenborsten [1]). Unter den Opistobranchien wiederholen sich die Leberstämme, die zu den Rückenanhängen gehen, oft sehr regelmässig paarweise, auch in den Genitalien [2]) ist bei Tergipes eine gegliederte Ausbildung zu erkennen. Pneumodermon hat, wie mancher Ringelwurm, eine Larve mit mehreren (3) Wimperringen; bei Dentalium endlich ist die Zahl der Wimperringe bis auf 6 gestiegen. Unter den Brachiopoden haben wieder Thecideum und Terebratulina eine Larve, welche derjenigen eines Ringelwurms äusserst ähnlich ist. Die Borsten aller Brachiopoden entwickeln sich genau wie die der Anneliden. Völlig entscheidend sind freilich die hier erwähnten Puncte nicht und es bleibt immerhin möglich, dass weitere Untersuchungen diese Hindeutungen auf einen früheren ge-

---

1) *Reincke,* Beiträge zur Bildungsgeschichte der Stacheln etc. im Mantelrande der Chitonen. Z. f. w. Z. Bd. 18. 1868. p. 305.

2) *Bronn,* Bd. 3. Taf. LV. Fig. 9 u. 10.

gliederten Urzustand der Mollusken als ganz unwesentlich und die wirklichen Beziehungen zu den Scoleciden verhüllend erweisen werden.

In wie weit die Bryozoen hier an ihrer richtigen Stelle untergebracht sind, müssen weitere Untersuchungen lehren. Neuerdings nennt man sie Würmer, aber es ist in der That schwer, irgend eine Uebereinstimmung zwischen ihnen und den andern zu den Würmern gestellten Thieren zu finden. Sie haben keine Spur eines Gefässsystems[1]), ihr Körper weist keine Andeutung einer Gliederung nach, jede Spur des Urnierensystems fehlt hier vollständig, von einer Seitenlinie ist nichts vorhanden; für diesen Vergleich ist nur etwa die Gestalt des Tentakelkranzes anzuführen, da sich bei der entschieden zu den Gephyreen gehörenden Phoronis ein ganz ähnlicher findet. Aber dieser Tentakelkranz lässt in vielen Fällen eine deutliche Theilung in 2 symmetrische Hälften erkennen, welche der durch Mund, Darm, After und Ganglion bestimmten Sagittalebene entsprechen, also eine linke und eine rechte sind; die Larven (Cyphonautes) mancher Bryozoen ähneln durch ihre Schalen, Wimpersegel und Darm sehr denen der Mollusken; bei der merkwürdigen Rhabdopleura Allman[2]), welche wunderbar genug unbeachtet geblieben zu sein scheint, finden sich an jungen Thieren wie an den Knospen zwei ursprünglich ziemlich grosse, links und rechts den Körper umhüllende Schalen, welche allmälig zu einem Rudiment, das aber immer deutlich sichtbar bleibt, verkümmern. Ich sehe hierin Anhaltspuncte genug, um einstweilen diese Thiere in der Nähe der eigentlichen Mollusken als eine allerdings eigenthümlich abweichende und daher selbstständige Classe stehen zu lassen.

Fast genau dasselbe, was ich eben für die Bryozoen gesagt habe, müsste ich für die Tunicaten wiederholen. Die Aehnlichkeit ihrer Larven mit denen der Trematoden würde, selbst wenn sie mehr als eine äussere wäre, nur Beziehungen zu den ungegliederten Scoleciden andeuten; die Ausbildung einer dorsalen und ventralen Schale bei Chevrueilius und die gefässartigen Verlängerungen der Leibeshöhle in den Mantel hinein deuten sehr entschieden zu den Brachiopoden hin; andrerseits fehlen ihnen die Urnieren gänzlich und das Organ, welches man bei Ascidien Niere nennt, hat gewiss nichts mit den Segmentalorganen zu thun. In dieser Beziehung entfernen sich also die Tunicaten sehr von den eigentlichen Mollusken und Brachiopoden. Andrerseits lässt aber ihr Kiemenkorb, wie ich mit *v. Beneden* und *v. Baer* annehme, deutliche Beziehungen zu den Lamellibranchien namentlich erkennen, noch inniger aber ist er durch diesen mit dem

---

1) Nichtsdestoweniger stellt *Haeckel* sie zu seinen Blutthieren Gastraea p. 52.
2) *Allman*, Journ. Microsc. Soc. New Ser. Ac. XXXIII. p. 57. Pl. VIII.

Amphioxus verwandt, den ich als Repräsentant der Acrania *Haeckel* gänzlich aus der Nähe der Wirbelthiere zu entfernen für nöthig halte.

Die Gründe, welche für die innige Verwandtschaft der Ascidien und Amphioxus sprechen, hier noch einmal anzuführen, dürfte überflüssig sein; sie sind aller Welt bekannt. Dagegen muss ich auseinandersetzen, warum ich den Amphioxus für kein Wirbelthier nnd nicht einmal für ein den Anneliden nahe verwandtes Thier ansehen kann. Dass die Bildungsweise des Rückenmarksrohrs nicht ausschlaggebend ist, habe ich schon oben auseinandergesetzt; bei der Forelle entsteht es nicht, wie bei Amphioxus und den übrigen Wirbelthieren, sondern genau so wie bei Anneliden das sogenannte Bauchmark. Die erste Anlage der Chorda des Amphioxus stimmt mit der bei den übrigen Fischen überein, aber sie entwickelt sich, wie man aus *Kossmann*'s hübscher Untersuchung [1]) weiss, in ganz eigenthümlicher Art für sich weiter. Da nun die Möglichkeit noch offen liegt, dass auch die oben erwähnte Wurmchorda ursprünglich identisch sei in Structur mit derjenigen der Wirbelthiere und Amphioxus, so ist einstweilen auf ihre Anwesenheit bei den Letzteren kein besonderes Gewicht zu legen und dies um so weniger, als man einen Zellenstrang der Ascidien als Chorda bezeichnet, der nur in seiner Lagerung zu den benachbarten Organen der ersten Larvenformen, nicht aber einmal in seiner primitivsten Structur mit derjenigen der Wirbelthierchorda übereinstimmt. Dies aber ist der einzige scheinbar schlagende Character. Alle andern in gleichem Sinne etwa zu benutzende Verhältnisse beweisen nichts. Die Eintheilung der Musculatur in segmentale Abschnitte kommt auch den Anneliden zu, da die Septa bei diesen (vor Allem bei Polygordius) durchaus den allerdings etwas anders gerichteten Zwischenmuskelbändern der Fische entsprechen; bei dem Ammocoetes ist sogar ihre Richtung ziemlich übereinstimmend wie bei den Würmern. Der von *Rathke* entdeckte neben dem Abdominalporus mündende Hautcanal ist gewiss so wenig, wie die Seitenlinie der Nematoden dem Segmentalorgan zu homologisiren. Der Kiemenkorb endlich ist bei Wirbelthieren und Amphioxus übereinstimmend, zugleich aber kommt er in ganz gleicher Ausbildung bei Ascidien und dem Balanoglossus vor; er beweist also nichts.

Ueberwältigend aber ist die Menge der gegen diese Verwandtschaft sprechenden Charactere. Beim Amphioxus fehlt das Urnierensystem vollständig, für alle übrigen Wirbelthiere ist es im höchsten Grade characteristisch; die Segmentirung des Körpers ist in keiner Weise in Skelett-

[1]) *Kossmann*, Bemerkungen über die sogenannte Chorda des Amphioxus. Würzburger Verhandlungen. Neue Folge. Bd. VI. 1874.

theilen angedeutet, fehlt aber selbst den Petromyzonten nicht ganz; Gehirn und Rückenmark sind gar nicht zu unterscheiden, bei allen übrigen Wirbelthieren aber äusserst scharf von einander abgesetzt; sämmtliche Gefässstämme pulsiren, wie bei den Würmern und ihr Verlauf stimmt ebenfalls mehr mit dem der wirbellosen Thiere; die Sinnesorgane sind ganz anders wie bei Wirbelthieren; die Larve ist eine freischwimmende Gastrula, welche keinem andern Wirbelthiere mehr zukommt; der Bau der Geschlechtsorgane ist ebenfalls vollständig abweichend von dem der Wirbelthiere. Alle diese Verschiedenheiten würde ich für wenig massgebend halten, wenn die Entwickelungsweise von Kiemenkorb, Nervensystem und chorda der Wirbelthiere in der That so ganz besonders typisch für diese wäre, wie man bisher freilich annahm; nun man aber erfahren hat, dass alle diese sogenannten typischen Eigenthümlichkeiten mehr oder minder übereinstimmend auch zahlreichen wirbellosen Thieren zukommen, und das Wichtigste, die Bildung des Rückenmarkrohrs, nicht einmal bei allen Vertebraten in gleicher Weise vor sich geht: nun gewinnen jene Abweichungen den Werth, den man ihnen bisher nicht beilegte, den nemlich differentieller Charactere, welche freilich mit Vorsicht zur Erkennung der Verwandtschaft benutzt werden müssen. Da scheint mir denn, dass dem Amphioxus sicherlich eine Nachbarstellung zu den Ascidien zukommt, wie ich das in dem Stammbaum auch ausgedrückt habe. Ob aber weitere Erkenntniss namentlich in der Entwickelungsweise der Thiere nicht beide zusammen noch einmal anderswohin bringen wird, als wo sie jetzt im allgemeinen System nach meiner Anschauung stehen, lässt sich wohl erwarten, aber doch nicht mit Sicherheit voraussagen.

Ueberhaupt will der hier gemachte Versuch durch einen nach *Darwin*'scher Methode aufgestellten Stammbaum die Verwandtschaftsbeziehungen auszudrücken, nicht die Ehre beanspruchen, der einzig mögliche zu sein, er bezweckt nur zu zeigen, dass auch noch andere, als Gastraeahypothesen möglich sind, und dass eine dieser andern sich mindestens ebenso gut, nein besser mit den Thatsachen der Entwickelungsgeschichte in Einklang setzt, als jene *Haeckel*'sche. Durch die Aufstellung desselben glaubte ich nicht das eigentliche System des Thierreichs bezeichnet zu haben, noch wollte ich es — denn dieses ist, als Ausdruck des jedesmaligen Standes der Wissenschaft, wandelbar und entwickelungsfähig, wie das Wissen selbst —; meine Absicht war nur, durch ihn auch die allgemeinsten Beziehungen der neu entdeckten Organe der Haie anzudeuten und scharf zu bezeichnen, so wie sie sich grade mir in diesem Augenblicke als Folgerung ergeben, um so zu verhüten, dass die Entdeckung in gleichem Sinne von anderer Seite benutzt und dieser als Eigenthum zugeschrieben werde,

V. Rückblicke und Aussichten.

In dem hier mitgetheilten Stammbaum ist mit Entschiedenheit ein Schritt gethan, welcher einmal über kurz oder lang gethan werden musste: die Classe (oder Kreis) der Würmer ist völlig aufgelöst worden. Im Grunde genommen hat wohl kein Zoologe sie für eine den übrigen Classen durch die Gesammtheit und den Zusammenschluss ihrer Charactere als gleichberechtigt gegenüberzustellende angesehen. *Claus* sagt in seiner Zoologie (2. Auflage p. 252, 53): „Es ist allerdings nicht zu verkennen, dass die höheren Würmer mit segmentirtem Leibe ihrer Organisation und Entwickelung nach zu den Arthropoden in naher Beziehung stehen. . . . . Dennoch aber erscheint es aus mehrfachen Gründen gerechtfertigt, beide Thiergruppen vorläufig als Typen zu sondern. . . . Angesichts dieser Verhältnisse und bei der bunten Mischung von Formen, die man als Würmer in einem gemeinsamen Typus zu vereinigen augenblicklich für das Wichtigste halten muss, *wird man um so grösseren Werth auf ein durchgreifendes gemeinsames Merkmal zu legen haben*, *aber sich vergebens nach einem solchen umsehen.* Denn weder der für zahlreiche Wurmclassen allerdings in hohem Grade characteristische als sog. Wassergefässsystem auftretende Excretionsapparat, noch die Gestaltung des Hautmuskelschlauches kann als eine besondere und durchgreifende Einrichtung bezeichnet werden."

Wenn aber Allerlei nicht zusammengehört, warum stellt man dies Allerlei dennoch zusammen? In *Claus*' Lehrbuch ist kein Wort zu finden, aus dem die innere Berechtigung der Vereinigung von Platyhelminthes, Nemathelminthes, Bryozoa, Rotatoria, Gephyrei, Annelides und Enteropneusti hervorginge.

Auch *Gegenbaur* löst in seiner anatomischen Zoologie (sog. vergleichenden Anatomie) den Kreis der Würmer nicht auf, ja er bringt ausser den eben nach *Claus* aufgeführten Classen nun auch noch die Tunicaten mit in dieses Gewirre von Thierformen hinein. Aber auch ihm gelingt die Charakteristik des Kreises nicht, auch ihm entschlüpft das Geständniss, es enthalte derselbe (l. c. p. 156) „weniger in einen gemeinsamen Typus abgeschlossene und auseinander ableitbare Reihen von Organisationszuständen, als unter sich nur in geringerem Masse verbundene und zuweilen sogar vollständig isolirte Formen". Dies Geständniss ist kostbar: *vollständig isolirte Formen* d. h. also unter sich durch gar keine Verwandtschaftsbeziehungen verbundene Thiere werden doch zusammengestellt, statt für sich den gleichwerthigen Gruppen gegenüber gestellt zu werden. Nach meiner Ueberzeugung wäre das bessere Mittel zur Förde-

rung einer tiefer eindringenden Erkenntniss des Zusammenhanges die zeitweilige Trennung bestimmt unterscheidbarer Kategorien, natürlich nur auf so lange, als diese Trennung durch den noch mangelnden Einblick in die Verwandtschaft gerechtfertigt wäre.

Bei *Gegenbaur* finden wir indessen einen Satz, welcher trotzdem diese Vereinigung heterogenster Formen zum Typus der Würmer rechtfertigen soll. Er sagt (l. c. p. 156): „Keine Abtheilung führt leichter zur Einsicht in das Verhältniss der gegenwärtigen Entwicklungsperiode thierischer Organisation, als die der Würmer. Sie zeigt uns neben grossen und reichen durch enge Verwandtschaft verknüpften Formenreihen sehr viele fremdartige Einzelzustände als nicht weiter differenzirte Formen, die durch ferner fortgesetzte Differenzirung der ursprünglichen verwandten mit diesen nur undeutliche Verbindungen zeigen.“

Ich muss gestehen, dass ich mich vergebens plage, aus diesem Satz den logisch nothwendigen, von *Gegenbaur* ohne Zweifel beabsichtigten Schluss herauszuconstruiren. Neben den „grossen und reichen durch enge Verwandtschaft verknüpften Formenreihen“ finden sich „sehr viele Einzelzustände als nicht weiter differenzirte Formen“ — soll das wohl heissen: einzelne Thiere (oder Gruppen), welche in ihrem fremdartigen Einzelzustand als nicht weiter differenzirte d. h. also ihrem besonderen ursprünglichen Typus treugebliebene Formen anzusehen sind? Gleich darauf verbindet er mit ihnen wieder den Adjectivsatz, „die *durch ferner fortgesetzte Differenzirung* der ursprünglichen verwandten mit diesen nur undeutliche Beziehungen zeigen“. Bezieht sich diese „ferner fortgesetzte Differenzirung“ auf die nachfolgenden „ursprünglichen verwandten?“ ich muss dies annehmen, obgleich sprachlich die Beziehung auf ein Wort des vorhergehenden Satzes genommen wurde. Kurz, ich weiss nicht, ob ich den gewollten Sinn richtig treffe, indessen glaube ich es, wenn ich den ganzen Satz so umschreibe: „Sie zeigt uns neben grossen durch enge Verwandtschaft unter sich verknüpften Formenreihen sehr viele unter sich isolirte wenig hoch ausgebildete Formen, welche durch Differenzirung einer oder mehrerer verwandter noch einfacherer Urformen entstanden sind und nur noch undeutlich die ursprüngliche Verbindung mit diesen letzteren erkennen lassen“. Ist diese Uebersetzung richtig, so wollte *Gegenbaur* offenbar sagen: der Typus (Kreis) der Würmer ist desswegen für die Gewinnung der „Einsicht in das Verhältniss der gegenwärtigen Entwicklungsperiode thierischer Organisation“ so wichtig, weil in ihm alle diejenigen Thiere vereinigt werden, welche einerseits zu den andern in sich geschlossenen Kreisen (der Wirbelthiere, Mollusken, Gliederthiere, Echinodermen) in gewisser deutlich erkennbarer Beziehung stehen, ohne doch streng zu

ihnen zu gehören, und welche andrerseits durch den vollständigen Mangel aller solcher Beziehungen auf allerdings gänzlich unerkannte und vielleicht selbst unerkennbare Urformen hindeuten. Noch kürzer ausgedrückt: im Kreis der Würmer hat man diejenigen Formen zu suchen, aus welchen die verschiedenen in sich geschlossenen grossen Gruppen oder isolirte Einzelformen zu erklären sein werden.

So lange nun freilich der Versuch nicht gemacht werden konnte, diese Urformen zu construiren, so lange konnten für die Zusammenfassung ganz heterogener Thiergruppen in einen Typus gewisse Zweckmässigkeitsgründe angeführt werden. Ich meinestheils ziehe freilich in allen solchen Fällen vor, auch äusserlich die scheinbaren oder wirklichen Gegensätze möglichst schroff hervorzuheben, weil durch strenge Gliederung die Gefahr der verschwommenen Auffassung vermieden wird. Wenn man jetzt argumentirt, aus diesen und diesen Gründen gehöre dies oder das Thier zu den Würmern, so verständigt man sich doch nie, weil der Eine dabei mehr an diese, der Andere an jene Würmer denkt; und so gut, wie *Morse* die Brachiopoden zu ihnen stellen konnte, so gut könnte ich den Ausspruch jetzt rechtfertigen, auch die Haie seien Würmer. Scharfes Bezeichnen der Gegensätze verhindert wenigstens zum Theil die Möglichkeit solcher Unklarheiten; ich habe desswegen auch schon seit Jahren in meinen Vorlesungen den Kreis der Würmer in mehrere Kreise (Classen) aufgelöst, ohne mich dabei viel um die Frage zu kümmern, welcher Art denn nun die Urformen dieser Thiere gewesen sein, welche Verwandtschaftsbeziehungen zu andern noch etwa aufgedeckt werden möchten.

Ganz anders aber liegt, wie mir scheint, die Sache jetzt. Durch die Entdeckung der Segmentalorgane bei Haien wird eine Vergleichung der Anneliden und Vertebraten ermöglicht, welche alle rein gegliederten Thiere miteinander in nächste verwandtschaftliche Beziehung setzt und sie den ungegliederten Formen als einer andern Entwickelungsreihe gegenüberstellt; es werden dadurch die einfachen ungegliederten Platyhelminthen beiden Reihen gegenüber ebenfalls in das rechte Licht gesetzt, nämlich zu Formen gestempelt, in welchen die der gemeinschaftlichen Urform am Nächsten kommenden Thiere zu erkennen sind. Dadurch aber, dass die Plattwürmer in diese verwandtschaftliche Beziehung theils zu den Mollusken etc. theils zu den höheren Gliederthieren gebracht werden, wird auch eine Auflösung des Typus der Würmer unbedingt nothwendig.

Eine weitere Frage ist freilich, wohin man denn nun die bisher ausser Ringelwürmern und Plattwürmern zu den Würmern gestellten Thiere zu bringen haben wird, und ob der Platz, den ich ihnen an verschiedenen Stellen des Stammbaumes angewiesen habe, in der That der richtige sei.

Hier ist allerdings noch Vielerlei sehr unklar. Redensarten wie die z. B. dass den Chaetognathen und Rundwürmern wahrscheinlich eine gemeinsame Ausgangsform zu Grunde läge, nützen nichts, so lange man diese nicht zu bezeichnen vermag. Nur sorgfältige Untersuchungen mit bestimmter Fragestellung können uns weiter führen. Dass aber die hier vorgetragene Anschauung, welche den Ausgangspunct der höheren Metazoen (unter Ausschluss der Echinodermen und Polypen) in einem der Amme von Cercaria macrocerca etwa ähnelnden Urnierenthier mit Leibeshöhle und mit oder ohne Darm sieht, in dieser Richtung des Ausblicks auf weitere Untersuchungen nicht Unerhebliches zu leisten vermag, glaube ich hier zum Schlusse noch durch Formulirung der wichtigsten sich aus ihr als Folge ergebenden Fragen darlegen zu sollen.

Bei den Wirbelthieren wirft sich zunächst die Frage auf, wie weit sich die Spuren der Segmentalorgane werden verfolgen lassen und als fast ebenso wichtige, ob das gegliederte Rückenmark der Triglen und Orthagoriscus sich auch in Bezug auf die Vertheilung der Ganglienzellen und Nervenfasern mit der Ganglienkette der Anneliden wird vergleichen lassen.

Bei den Anneliden hätte man vor Allem die Entwickelung der sogenannten Wurmchorda zu untersuchen, zur Entscheidung der Frage, ob es in der That eine Chorda sei. Die Entstehung der Genitalien, namentlich der Ausführungsgänge, z. B. bei Regenwürmern und Blutigeln, die Bildungsweise des Gehirns, die Möglichkeit eines Vergleiches der letzteren mit den Spinalganglien der Vertebraten wären zu untersuchen. In Bezug auf diesen letzteren Punct will ich hier hervorheben, dass *Schneider*[1]) schon von einem durch Comissuren des N. hypoglossus und trigeminus gebildeten Schlundring bei Wirbelthieren spricht. Die Möglichkeit, dass es tubicole Würmer gäbe mit einem nach Art desjenigen von Balanoglossus gebildeten Kiemenkorb wäre in's Auge zu fassen; in Verbindung damit wäre das Gefässsystem derselben im Auge zu behalten, um noch engere Anknüpfung an das Verhalten des venösen Herzens der Fische zu gewinnen, als so schon deutlich genug zu erkennen ist.

Im Anschluss hieran wären die Nematoden namentlich mit Rücksicht auf die Entwickelung ihres Seitenliniencanalsystems und auf etwa sich ergebende Anschlüsse an die ausführenden Abschnitte der Annelidensegmentalorgane zu untersuchen. Da diese letzteren Einstülpungen des Ectoderms sind und die Seitenlinie wohl auch demselben angehört, so sind Beziehungen zwischen beiden nicht unwahrscheinlich. Damit wäre aber

---

[1]) Tageblatt der 45. Vers. der Naturforscher zu Leipzig. 1872. p. 189.

natürlich nicht die Identität der Seitenlinien und der Segmentalorgane erwiesen. An eine solche kann ich noch aus einem andern Grunde nicht glauben. Einmal sind in Bezug auf ihren Entstehungsort die Urnieren der Mollusken und der Blutigel mit den Seitenlinien zu vergleichen, nicht aber mit der Urniere der Wirbelthiere oder der bleibenden Niere der Anneliden. Zweitens halte ich es nach allerdings ganz unabgeschlossenen Untersuchungen für nicht unmöglich, dass das Canalsystem, das man bei Fischen als Seitenlinien kennt, den Seitenlinien der Nematoden morphologisch vergleichbar sei: Verhältniss zu den Seitennerven, Entstehung aus dem Ectoderm und die Beziehung zu der Musculatur scheinen dies wohl zu gestatten, auch bei Haifischembryonen liegt dieser Seitencanal so, dass er einem bindegewebigen die dorsale von der ventralen Musculatur trennenden Raum angehört. Diesen Punct hoffe ich in nächster Zeit zum Abschluss zu bringen.

Der enge Anschluss der Gliederthiere an die Gliederwürmer rechtfertigt die Frage, ob nicht bei jenen auch Spuren der Segmentalorgane zu finden seien. *Gegenbaur* will ihnen die grüne Drüse der Astaciden, die Schalendrüse mancher andrer Crustaceen vergleichen (l. c. p. 444); den strengen Nachweis morphologischer Identiät hat er nicht geliefert. Sehr viel wahrscheinlicher dünkt mir die Uebereinstimmung der Tracheen und der Segmentalorgane. Jene Organe der Crustaceen sind reine Hautdrüsen, wenigstens zum Theil; sie würden sich also auch nur, wenn überhaupt, den Ausführungsgängen der Segmentalorgane vergleichen lassen. Bei den Tracheen aber kommt zu dem durch Einstülpung von der Epidermis her sich bildenden Abschnitt (Stigmen und Haupttracheenstämme) noch der aus den Imaginalscheiben des mittleren Keimblattes sich bildende Theil; die Verbindung mit dem Fettkörper und die Entstehung von Tracheen aus diesem zeigt die Uebereinstimmung; dazu kommt endlich die gleiche Lagerung am Körper und die mitunter sehr regelmässige Wiederholung in den einzelnen Segmenten. Auch die Function spricht nicht dagegen; die Tracheen bilden ebenso gut ein Excretionsorgan, wie die Segmentalorgane der Würmer, da sie Kohlensäure ausscheiden.

In Bezug endlich auf diejenigen noch lebenden Würmer, welche ich einstweilen bei den Annulaten gelassen habe, doch aber nicht ungern als besondere Classe enthaltend die Enteropneusti und die Nemertinen von ihnen abtrennte, wird man zunächst nach Segmentalorganen und dann nach Spuren einer Chorda zu suchen haben. Bei der sehr geringen Kenntniss von der Entwicklung dieser Thiere kann es nicht Wunder nehmen, wenn wir bis jetzt noch keinen Anhalt für ihr Vorhandensein haben; andrerseits gibt uns die Thatsache, dass bei sehr vielen Tunicaten niemals

eine Chorda auftritt, ja selbst bei gewissen Ascidien (Molgula) fehlen kann, die Hoffnung, solche doch noch einmal irgendwo, z. B. grade in den ersten Entwickelungsstadien des Balanoglossus aufzufinden.

Diese Hinweise auf die für die gegliederten Urnierenthiere sich ergebenden Fragen mögen hier einstweilen genügen. Sie deuten die mannichfachen Richtungen an, in welchen, wie ich glaube, sicherer Erfolg durch sorgfältige Untersuchungen zu hoffen ist; zugleich bestimmen sie die Richtschnur für die Fortsetzung der eigenen Untersuchungen, über die allgemeinen Verwandtschaftsbeziehungen der von mir aufgestellten 13 Classen (Kreisen) der Metazoen.

Würzburg, 4. August 1874.

Figurenerklärung.

Die gleichen Buchstaben bedeuten überall die morphologisch einander entsprechenden Theile.

a. — aorta
c. a. — Canal zum Abdominalporus
ch. — chorda
hyp. — hypochordaler Strang
v. c. — venae cardinales u. vena caudalis
u. — Urnierengang (Eileiter des Weibchens oder Harnleiter des Männchens)
tu. — Tubenöffnung des Urnierenganges
s. tr. — Segmentaltrichter
s. g. — Segmentalgang
s. u. — secundärer Urnierengang oder Harnleiter des Weibchens (fehlt dem Männchen)
tr. — Darm
t. — Hoden
p. t. — epigonales Organ
g. — Genitalfalte
m. — Mesenterium
x — intermediäre Zellgruppen des Vorderendes
y. — problematischer Zellenstrang des Hinterendes
s. gl. — Drüsentheil des Segmentalorgans.

Tafel I. Acanthias vulgaris.

Fig. 1—8. Erster weiblicher Embryo von 2,7 Ctm. Länge. Vergrösserung 90fach.

Fig. 1. 3ter Schnitt von vorn, links ist die Tubenöffnung getroffen, rechts der Urnierengang im Schliessen begriffen.

Fig. 2. 4ter darauf folgender Schnitt.

Fig. 3. 7ter Schnitt.

Fig. 4. 9ter Schnitt.

Fig. 5. 11ter Schnitt.

Fig. 6. 12ter Schnitt.

Fig. 7. 14ter Schnitt

Fig. 8. 24ter Schnitt.

Fig. 9—12. Zweiter weiblicher Embryo von 9 Ctm. Länge. Vergrösserung 45fach.

Fig. 9. 1ter Schnitt vor dem After.

Fig. 10. 2ter Schnitt vor dem After.

Fig. 11. 3ter Schnitt vor dem After. (Der folgende Schnitt auf nächster Tafel.)

Fig. 12. 9ter Schnitt vor dem After.

Tafel II. Fig. 13—20. Acanthias vulgaris.

Fig. 13—15. Zweiter weiblicher Embryo von 9 Ctm. Länge. Vergrösserung 45fach.

Fig. 13. 4ter Schnitt vor dem After.

Fig. 14. 10ter Schnitt vor dem After.

Fig. 15. 13ter Schnitt vor dem After.

Fig. 16. Schematisirter oberflächlicher Flächenschnitt des männlichen Embryo's von 24 Ctm. Länge, zu Fig. 20 gehörig.

Fig. 17. Schematisirter oberflächlicher Flächenschnitt eines weiblichen Embryo's von 24 Ctm. Länge.

Beide Abbildungen sind nach in Canadabalsam aufbewahrten Präparaten gemacht, aber absichtlich schematisch gehalten.

Fig. 18. Zu Fig. 13 gehörig; links vom Segmentalgang die vom inneren Harnleiter s. u. sich abzweigenden Canäle zur Urniere. Vergrösserung 120fach.

Fig. 19. Wimperepithel aus dem Segmentaltrichter. Vergr. 300fach

Fig. 20. Vordertheil des männlichen Embryo's von 24 Ctm. Länge (das Hintertheil ist als Demonstrationsobject in der Sammlung des zoologisch-zootomischen Instituts aufgestellt).

t. Hoden.

p. t. Nebenhoden.

Fig. 21—24. Scyllium canicula.

Fig. 21—23. Weiblicher Embryo von 2,4 Ctm. Länge.

Fig. 21, 22. Zwei aufeinander folgende Schnitte in der Genitalregion. Vergröss. 45fach.

Fig. 23. Stück eines anderen hinter der Genitalregion, um das Cylinderepithel deutlicher zu zeigen, mit beginnende Windung des Segmentalganges; die Cardinalvene hat ein sehr weit gestrecktes Plattenepithel. Vergröss. 120fach

Fig. 24. Männlicher Embryo von 6 Ctm. Länge. Vergröss. 45fach Der Schnitt entstammt dem vorderen Dritttheil des Körpers.

t. Hode.
s. g. Segmentalgang.
u. Urnierengang.
s. gl. Urniere oder Segmentaldrüse.

Tafel III. Fig. 1 u. 2. Euaxes, Durchschnitt des Keimes nach *Kowalevsky*; das mittlere Blatt ist roth, das Darmdrüsenblatt braun.

Fig. 1. *r* Rückenrinne
x Zellenmasse, aus welcher möglicher Weise die Wurmchorda wird
ect. Ectoderm, noch ohne Sonderung der Anlage des Nervensystems.

Fig. 2. Die Rückenrinne ist verschwunden. Vom Ectoderm (*ect*) hat sich das Nervensystem (*n*) als solider Zellenstrang gesondert.

Fig. 3 u. 4. Forelle, Copien nach *Oellacher*, Färbung wie vorhin. In Fig. 3 ist die Rückenrinne vorhanden, mit dem Ectoderm steht der Axenstrang (*ax*) in Verbindung, aus dem sich allmälig die chorda und das Nervensystem ebenso sondern, wie vorher bei Euaxes direct vom Ectoderm In Fig. 4 ist die Furchenbildung des Urnierenganges aus dem mittleren Keimblatt zu erkennen.

Fig. 5 u. 6. Schematische Darstellung der typischen Organisation eines Haifischembryos.

Fig. 7 u. 8. die eines Ringelwurms. Durch die gleiche Färbung und Strichelung sind die einander entsprechenden Theile bezeichnet; in den Flächenbildern sind Darmcanal und Bauchgefäss weggelassen, um das Rückengefäss, die aorta, zeigen zu können.

a. Aorta, bei dem Wurm das sogenannte Bauchgefäss
s. tr. Segmentaltrichter.
s. gl. Segmentaldrüse
u. Urnierengang (nur bei Wirbelthieren vorhanden?)
c. b. Excretionsblase (nur bei Anneliden vorkommend)
g. Genitalfalten.

s. Seitenlinie.
s. p. Septum (bei Würmern) ligamentum intermusculare bei Haien.
m. Musculatur
ch. Chorda
n. Nervensystem
tr. Darm
v. venöses Bauchgefäss bei Würmern, Herz (bei Haien)
ch. s. Chordascheide, bindegewebig bei Würmern, knorpelig bei Haien.

Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere.

Von

C. SEMPER.

(Mit Tafel IV bis XVI).

EINLEITUNG.

In dem Vorwort zu *Hyrtl's* hübschen Mittheilungen über Injectionen der Teleostierniere findet sich folgender Satz:

„Ich habe mich nur auf die Knochenfische beschränkt, da seit dem Erscheinen von *J. Müller's* vergleichender Anatomie der Myxinoiden uns anderen nichts Neues mehr über die Anatomie der Harnwerkzeuge der Knorpelfische zu sagen übrig blieb."

Sollte sich hierin vielleicht zum Theil die Erklärung finden lassen für die auffallende Thatsache, dass sich seit der *Müller'schen* Arbeit fast Niemand der Untersuchung des Urogenitalsystems der Plagiostomen gewidmet hat? Publicationen wenigstens liegen, ausser der ziemlich mittelmässigen von Bruch, nicht vor; und die Darstellungen in den Lehrbüchern der Zoologie sind, trotz der scheinbar ihnen anhaftenden Sicherheit, weder erschöpfend noch correct.

Dennoch hätte es im schroffsten Gegensatze zu *Hyrtl's* wuchtigem Ausspruch kein dankbareres Thema gegeben, als gerade die Untersuchung des Urogenitalsystems der Plagiostomen; denn sowohl der Anatom, der nur mit Scheere, Messer und Injectionen arbeitet, wie der Histologe und Embryologe, ja selbst der philosophirende Zoologe hätten, jeder von seinem

besonderen Standpunkte aus, zu denselben wichtigen Resultatèn kommen müssen. Und diese hätten ohne Weiteres erwiesen, dass jener Ausspruch *Hyrtl's* nicht bloss unrichtig sei, sondern dass vielmehr grade der entgegengesetzte gelten müsse: man habe trotz der trefflichen Vorarbeiten von *Monro*, *Davy* und *Müller* doch noch gar keine Einsicht in den typischen Bau der Plagiostomenniere gewonnen, es bleibe somit eigentlich noch Alles zu thun übrig.

Dies möchte fast übermüthig erscheinen. Ich glaube indessen einen solchen Ausspruch rechtfertigen zu können durch die Mittheilung der Beobachtungen, die ich im Anschluss an die Entdeckung der Segmentalorgane bei Haiembryonen in der Untersuchung des Urogenitalsystems der ausgebildeten Plagiostomen gewonnen habe.

In meinem Aufsatz über die Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen habe ich ausführlicher über die Segmentalorgane der Haiembryonen berichtet. Ebenda habe ich schon darauf hingewiesen, dass diese Organe auch bei gewissen erwachsenen Haien vorkämen. Dies und die Beziehungen, welche nach den bisherigen eignen Beobachtungen zwischen den Keimdrüsen des Männchens und den Segmentalgängen stattzufinden schienen, endlich die fast sichere Aussicht, das allgemeine zoologische Verständniss der Genitalien der Wirbelthiere durch die Untersuchung derjenigen der Haie gewinnen zu können, veranlassten mich, das Urogenitalsystem der Plagiostomen in möglichst umfassender Weise einer genauen morphologischen Untersuchung zu unterziehen.

Es stellte sich dabei heraus, dass einmal die Segmentalorgane d. h. die mit einem in die Leibeshöhle sich öffnenden Wimpertrichter versehenen Segmentalgänge bei allen untersuchten erwachsenen Rochen fehlen, dagegen bei vielen erwachsenen Haien mitunter sogar in colossaler Grösse vorhanden sind. Bei folgenden Gattungen habe ich sie typisch ausgebildet auch im erwachsenen Thier gefunden: Squatina, Scymnus, Cestracion, Centrophorus, Spinax, Acanthias, Hexanchus, Pristiurus, Chiloscyllium und Scyllium. Sie fehlen bei Sphyrna, Carcharias (Prionodon), Oxyrhina, Mustelus, Galeus, Triakis und allen Rochen. Wenn sie vorhanden sind, so sind sie in beiden Geschlechtern meistens gleich an Zahl, dagegen an Grösse und Form recht sehr verschieden.

Diese scheinbar so grosse Verschiedenheit geht mit keinen Unterschieden der systematischen oder anderen Charactere Hand in Hand. Zahl der Kiemenlöcher, das Spritzloch, die Nickhaut, Stellung und Form oder Bewaffnung der Flossen: sie gehen in keiner Weise parallel mit der Theilung, welche man systematisch vielleicht nach der An- oder Abwesenheit der Segmentaltrichter einzuführen geneigt sein könnte. Das epigonale

Organ fehlt zwar manchen Gattungen fast vollständig (Acanthias, Centrophorus, Squatina etc.), welche Segmentaltrichter besitzen und es ist immer vorzugsweise bei solchen entwickelt, die letztere nicht haben (Mustelus, Galeus, Carcharias etc.). Bei Scyllium indessen und bei Pristiurus findet sich ein gut entwickeltes epigonales Organ, ausserdem aber sind hier Segmentaltrichter gleichfalls vorhanden; umgekehrt fehlt es den Rochen, welche trotzdem keine Segmentaltrichter haben. Es schliessen sich also beide Organe nicht principiell aus. Damit ist aber auch die systematische Bedeutungslosigkeit des einzigen inneren Organs erwiesen, welches anfänglich eine grosse Bedeutung gewinnen zu sollen schien.

Es hat sich ferner durch die Untersuchung von Embryonen sowohl wie von erwachsenen Thieren ergeben, dass die Segmentalgänge, welche im Bereiche der Genitalfalte liegen, beim Männchen zu den vasa efferentia werden. Die Zahl derselben ist, je nach den verschiedenen Gattungen, sehr verschieden gross. Bei einigen Rochen findet sich nur ein einziges vas efferens; bei Scymnus lichia dagegen 8—10, bei Squatina 6, bei Centrophorus 9. Dazwischen finden sich alle Uebergänge. Im Allgemeinen gilt die Regel, dass bei den Gattungen, welche im erwachsenen Individuum offene Segmentaltrichter haben, die Zahl der vasa efferentia grösser ist, als bei jenen, welche derselben entbehren. Da nun bei allen Embryonen fast soviel Segmentalorgane vorkommen, als Urwirbel im Bereich der Leibeshöhle vorhanden sind, so müssen einige derselben fast immer verschwunden sein bei der weiteren Entwicklung; am constantesten scheint nun einer der vordersten dem Herzen zunächst liegenden Segmentalgänge zum vas efferens zu werden (Rochen); bei den Gattungen mit mehr vasa efferentia sind oft die mittleren am Mesorchium befindlichen Segmentalgänge zuerst zu Grunde gegangen. Der Nachweis, dass aus den vorderen die vasa efferentia werden, erklärt eine Menge bekannter Verhältnisse und er wirft die Frage auf, ob nicht bei allen Wirbelthieren ohne Ausnahme die aus den Hoden in grösserer oder geringerer Zahl hervorkommenden vasa efferentia direct ihrer Entwickelung nach als Segmentalgänge zu bezeichnen sein werden.

Die Untersuchung von Embryonen wie erwachsenen Thieren hat festgestellt, dass der primitive Urnierengang, welcher nach *Balfour* in anderer Weise entsteht, wie bei den Knochenfischen und Amphibien, beim Weibchen und Männchen nur zum Theil in Tube, *Leydig*'schen Gang und Harnleiter gespalten, zum Theil ganz und gar in den einen oder anderen übergeführt wird. Nur bei Chimaera tritt bei beiden Geschlechtern eine völlige Trennung desselben in Tube und *Leydig*'schen Gang ein, wie schon *Hyrtl* gewusst hat; dadurch schliesst sich diese Gattung den Ganoiden sehr eng an. Eine

männliche Tube findet sich vor bei allen Rochen, wie bei allen Haien an derselben Stelle vor der Leber, wie bei den Weibchen; sie ist immer kleiner als bei diesen, doch aber gross genug, um mit blossen Augen deutlich erkannt zu werden. Kein früherer Autor thut dieser männlichen Tube Erwähnung. Von ihr aus gehen, wie bei den Weibchen, mitunter recht mächtige Canäle mehr oder minder weit an der Leber entlang nach hinten; diese sind aber, abgesehen von Chimaera, ausnahmslos blind geschlossen. Die ursprünglich bestandene Verbindung mit der Niere ist meist gar nicht oder nur durch einen feinen sehnigen Strang angedeutet. Im grössten Theil der Längsausdehnung der Niere fehlt auch dieser letztere völlig; am hinteren Ende dagegen tritt bei der Mehrzahl der Arten beiderseits ein im erwachsenen Thier meist ziemlich weiter langer Beutel auf, welcher schon von *Monro* und *Davy*, nicht aber von den meisten späteren Untersuchern (*Stannius*, *Müller etc.*) gesehen worden war. Es ist derselbe vielleicht zum Theil nichts anderes, als das untere Ende des primären Urnierenganges; man kann ihn, da er dem unteren Abschnitt des Eileiters, also dem Uterus der Weibchen vergleichbar ist, als Uterus masculinus bezeichnen. Es schliessen sich hierdurch, wie man sieht, die Plagiostomen ungemein eng an die Amphibien an; ja es liesse sich vielleicht der Satz verfechten, dass sie den letzteren näher stünden, als den Knochenfischen.

Die Niere selbst lässt überall bei erwachsenen Plagiostomen zweierlei thatsächlich geschiedene, aber doch ihrer Entstehung nach morphologisch identische Abschnitte erkennen. Jedem embryonalen Segment der Leibeshöhle entspricht ursprünglich je ein Segment der Urniere mit vollständigem Segmentalorgan. Im Anfang dient der primitive Urnierengang der gesammten Niere als Ausführungsgang; dann sondert sich von jenem ein secundärer Urnierengang, welcher die Harncanälchen der vorderen Nierenhälfte oder der sogenannten *Leydig'schen* Drüse aufnimmt und beim Männchen zum Harnsamenleiter wird; ein tertiärer Urnierengang empfängt die Harncanälchen des zweiten Nierentheils; die des hintersten Abschnitts münden mitunter sogar gesondert von jenem in die Scheide ein (beim Männchen eben hinter den Oeffnungen der Harnsamenleiter).

Zum Glück habe ich die Entwickelung des Urogenitalsystems genau bei zwei Haien untersuchen können, welche die Extreme repräsentiren: bei Acanthias und Mustelus. Die letztere Gattung entbehrt der Segmentaltrichter im ausgebildeten Zustande; bei Embryonen aber sind sie genau wie bei Acanthias vorhanden. Da ihre Entstehungsweise, Structur und Umbildung in beiden Gattungen die gleiche ist, so lässt sich annehmen, dass durch eine genaue Untersuchung beider Formen alle allgemeinen Verhältnisse zur Genüge aufgeklärt werden können; es lässt sich dies

um so mehr erwarten, da auch bei den erwachsenen Exemplaren anderer Gattungen keine Verhältnisse anzutreffen sind, welche sich nicht mit Hülfe der Entwicklungsweise der beiden genannten erklären liessen.

In meiner ersten Arbeit über die embryonalen Segmentalorgane habe ich gewisser Gruppen von Zellen kurz Erwähnung gethan, deren Beziehung zur Niere mir damals vollständig unklar war. Es hat sich nun durch meine fortgesetzte Untersuchung herausgestellt, dass diese Anlagen die von *Duvernoy* entdeckten sogenannten Nebenherzen waren. *Leydig* widerlegte diese Deutung; er nannte sie Blutgefässdrüsen. Was ihre physiologische Leistung sein mag, ist ziemlich unklar und für den Zweck dieser Abhandlung auch gleichgültig; es genüge hier zu constatiren, dass sie ähnlich wie die Segmentalorgane in jedem Segment des Vorderkörpers paarweise aus den Urwirbeln entstehen. Sie bleiben, wie zum Theil wenigstens schon die *Leydig*'sche Arbeit erweist, zeitlebens bestehen und erreichen mitunter eine nicht unerhebliche Grösse (Squatina, Centrophorus etc.). Ich werde sie, der *Leydig*'schen Deutung mich anschliessend, fernerhin immer als Nebennieren bezeichnen.

Wir haben hiernach in jedem einzelnen der Leibeshöhle zugehörigen Segment eines Haifischembryo's vor Allem folgende Theile zu unterscheiden und zu beachten: 1) die *Segmentaltrichter*, d. h. die trichterförmigen Einsenkungen des Peritonealepithels nach aussen von der Genitalfalte; 2) die vom Segmentaltrichter aus sich in die Seitenplatten einsenkenden *Segmentalgänge;* 3) den *Drüsentheil* der Segmentalorgane mit den gleichfalls segmentweise auftretenden Nebennieren.

Zu diesen segmentirten Anlagen des Urogenitalsystems der Plagiostomen kommen dann noch die Genitalfalte und der primäre Urnierengang, sowie der secundäre Urnierengang oder *Leydig*'sche Gang und der eigentliche Harnleiter hinzu. Im ersten Abschnitt wird das Urogenitalsystem der erwachsenen Plagiostomen, im zweiten die Bildungsweise desselben an zwei extremen Beispielen erläutert werden; der dritte Abschnitt endlich wird eine Vergleichung des Urogenitalsystems der Wirbelthiere im Allgemeinen und die Erörterung einiger anderen sich hier anknüpfenden allgemeineren Fragen enthalten.

I. Abschnitt.

Das Urogenitalsystem der erwachsenen Plagiostomen.

§ 1. Die Segmentaltrichter.

Zeitlebens persistirende offene Segmentaltrichter (und natürlich auch Segmentalgänge) kommen nach Beobachtungen an lebenden oder in Spi-

ritus gut erhaltenen Thieren zweifellos vor bei folgenden Gattungen: Squatina, Acanthias, Spinax, Centrophorus, Scymnus, Hexanchus, Pristiurus, Chiloscyllium und Scyllium. Bei ausgewachsenen Embryonen von Centrina Salviani habe ich gleichfalls die Trichter gefunden; da nun bei Acanthias die volle Ausbildung und Sonderung aller Nierenabschnitte schon bei 6ctm. Länge des Embryos erreicht ist, der erwachsene Acanthiasembryo aber 26ctm. lang ist, so ist mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, dass auch die erwachsene Centrina persistirende Segmentaltrichter haben wird. Bei Cestracion endlich glaube ich sie jetzt auch gefunden zu haben.

An das Vorhandensein der offenen Segmentaltrichter aber ist die typisch-embryonale Bildung des Urogenitalsystems wenigstens theilweise geknüpft. Man kann daher in gewissem Sinne die eben namhaft gemachten Gattungen von Haifischen als embryonale bezeichnen. Die hier sich anknüpfende Frage, ob denn auch die so benannten Gattungen sich als die phylogenetisch ältesten erweisen möchten, soll im letzten Abschnitte discutirt werden. Ein Versuch, nach den Segmentaltrichtern die Haie systematisch zu gruppiren, gelingt einstweilen nicht, da gar keine anderen Charactere mit jenen Hand in Hand gehen; es bleibt daher eine Vervollständigung unserer Kenntnisse abzuwarten, ehe in dieser Beziehung eine gewisse Sicherheit des Entscheids zu gewinnen ist.

In Gestalt und Zahl sind die Segmentaltrichter bei den verschiedenen Gattungen, ja in der Form selbst bei jedem Individuum oder den Geschlechtern recht sehr verschieden. Die grösste Anzahl hat Centrophorus mit 28, die geringste Hexanchus und Pristiurus, nemlich 10—11. Dies gilt natürlich nur für die bisher von mir untersuchten Formen; überhaupt müssen meine Beobachtungen, wenn sie einen allgemeinen Ausdruck finden, immer nur auf die schon angeführten Gattungen bezogen werden. Sie sind ausnahmslos in bedeutend geringerer Zahl vorhanden, als die der Leibeshöhle entsprechenden Wirbel; denn obgleich sie ursprünglich mit diesen in fast gleicher Anzahl angelegt werden, so gehen doch immer mindestens einige und zwar zunächst immer die vordersten zu Grunde oder in andere Theile über.

Die grosse Verschiedenheit in der Zahl der Trichter bei den verschiedenen Gattungen beruht darauf, dass sie, je nach den Gattungen, in verschiedener Weise zurückgebildet oder metamorphosirt werden. Bei Squatina gehen beim Männchen nur die 5 oder 6 vordersten in die vasa efferentia über; (oder verschwinden beim Weibchen?) alle übrigen bleiben, so verschieden in Grösse und Gestalt sie auch sein mögen, bestehen. Bei Centrophorus finden sich an der Genitalfalte nur 2, bei Acanthias 3 oder 4, bei Scymnus sogar 7 und bei den 3 genannten Gattungen finden

sich Trichter bis hinunter in die Nähe des Afters. Ganz ähnlich verhält sich Spinax. Bei Hexanchus sind an der Genitalfalte keine offnen Trichter zu bemerken; sie beginnen erst an der Wurzel des Hinterrandes vom Vorderstück des Mensenteriums. Bei Pristiurus endlich, Chiloscyllium und Scyllium finden sich die wenigen Trichter in Form ganz kleiner nur unter stärkerer Vergrösserung sichtbarer Oeffnungen etwa im dritten Viertel der Leibeshöhle und fehlen vorne wie hinten gänzlich.

Ich will sie daher bei den einzelnen Gattungen beschreiben. Die Gestalt, Stellung und Structur der Trichter ist äusserst mannichfaltig.

Bei *Acanthias vulgaris* der Nordsee sind die zwischen 1 und $3^{\text{mm.}}$ weiten Trichteröffnungen (s. Taf. IV Fig. 9—12) meist von einem stark hervortretenden wulstigen Rande umgeben, welcher fast gänzlich durch die stark verlängerten Zellen des Peritonealepithels gebildet wird. Ihr Grund ist fast nie ganz glatt, sondern durch hohe Leisten, Buckel und Falten durchzogen, mitunter scheinen sich auch Brücken zu erheben, so dass sich im Trichtergrunde ein mehrfacher Zugang zu dem deutlich hohlen Segmentalgang bildet. Nicht selten auch löst sich ein Fetzen des Trichterepithels ganz ab und bildet dann isolirte Wimperzellenhaufen oder selbst mehr oder minder tiefe Gruben, die vom eigentlichen Trichter entfernt mitten zwischen dem gewöhnlichen Peritonealepithel stehen; mitunter scheinen sogar solche isolirte Löcher mit der Höhlung des Trichters communiciren zu können. Den wallartigen Trichterrändern entsprechen schwache Erhebungen des unterliegenden Bindegewebes; aber sie sind so unbedeutend und zugleich auch wohl so contractil, dass beim Abfallen des Epithels die Trichter (in den gewöhnlichen Sammlungspräparaten) gar viel von ihrer auffälligen Gestalt einbüssen. Dies mag der Grund sein, warum an den Haien der zoologischen Sammlungen meistens keine Spur der Trichter aufzufinden ist. Das Epithel selbst ist geschichtetes wimperndes Cylinderepithel zweierlei Art. Am Rande des Trichters und auch an seiner Aussenseite finden sich unregelmässige Büschel und Gruppen von Geisselzellen (s. Taf. V Fig. 7), deren einzelne Geisselwimpern $0{,}024^{\text{mm.}}$ lang sind; im Trichtergrunde und mitunter auch schon am Rande sind die Wimpern sehr fein und dicht auf einer Zelle stehend (Taf. V Fig. 5) und nur $0{,}01^{\text{mm.}}$ lang. Auffallend ist ihre grosse Lebenszähigkeit. An Thieren, welche seit vielen Stunden todt waren und deren Herz nicht mehr pulsirte, schlugen die Wimpern noch ganz kräftig; an ausgeschnittenen Trichtern war die Wimperung stundenlang an demselben Object zu sehen. Ganz die gleiche Beobachtung machte ich später an Wimpern der Trichter anderer Gattungen.

Bei dem einzigen in Helgoland erbeuteten Männchen, (s. Taf. IV Fig. 2) dessen Thorax $25^{ctm.}$ lang war, stand der hinterste $1^{mm.}$ kleine Trichter etwa $2^{ctm.}$ vom After; der 2. bis 6. waren etwa $3^{mm.}$ gross, ihr gegenseitiger Abstand $3—4^{mm.}$; der 7. von $2^{mm.}$ Grösse und Abstand von $5^{mm.}$ nach hinten entsprach etwa der Spitze des Mastdarmblindsackes, der 8. —11. hatte einen Abstand von $4—5^{mm.}$ bei $2—3^{mm.}$ Grösse; der 12. vom vorhergehenden nur um $3^{mm.}$ entfernt und $2^{mm.}$ gross, stand der Wurzel der Mesenterialarterien gegenüber; dann folgten 5 kaum $2^{mm.}$ grosse in Abständen von $4^{mm.}$; die nun folgenden 3 (18.—20.) waren spaltförmig mit stark auf das Mesenterium hinaufgezogenen Trichterrändern, ihr Loch recht klein und nach hinten sehend, ihr Abstand $6—8^{mm.}$; der 21 stand mit der Oeffnung nach vorn, der 22. und 23. ebenso bei Abständen bis zu $9^{mm.}$; die nun folgenden letzten 4 ziehen sich auf die bei dem 24. erst beginnende Genitalfalte hinauf, alle mit deutlich wahrnehmbaren Löchern. Im Ganzen hatte also dies eine Männchen 27 offene Trichter.

Bei dem einzigen mir unverletzt vorliegenden Präparate eines Weibchens finde ich nur 25 Trichter. Zwischen dem ersten vom After an gerechnet und dem ersten auf der Genitalfalte fanden sich nur 19 in ziemlich grossen Abständen ($9—14^{mm.}$) stehende Trichter von etwas geringerer Grösse als beim Männchen (namentlich hinten); an der Genitalfalte selbst sassen fünf Trichter, die sich hoch hinauf bis ganz in die Nähe des eigentlichen Eierstocks zogen. Vor dem letzten mit deutlicher Trichteröffnung versehenen Segmentalgang fanden sich noch mindestens 2 Gänge, welche wohl Segmentalgänge, aber zugleich auch obliterirt waren. Auf diese komme ich unten zurück.

Bei *Squatina vulgaris* (Taf. IV Fig. 1), von welchem ich in Nizza ein $3^1/_2$ Fuss langes männliches und später durch die grosse Güte von Prof. v. *Beneden* noch einige jüngere Exemplare aus Ostende erhielt, scheint zwischen den zu vasa efferentia umgewandelten 6 vordersten Segmentalgängen (s. Taf. V Fig. 2 s. v. e.) und den mit der Trichteröffnung versehenen der Genitalfalte höchstens ein Trichter ganz ausgefallen zu sein. Im Ganzen hatte das Exemplar 25 Trichter und Segmentalgänge (Taf. IV Fig. 1). Die 2 ersten des Mesenteriums haben ein sehr kleines Loch mit kaum gewulsteten ausgezogenen Rändern, in welches nur mit Mühe ein Haar einzuführen ist. Bei den nun folgenden sind die Oeffnungen etwas grösser, bis zu $1^{mm.}$ und ihre erhöhten Vorder- und Hinterränder — welche den schmalen Trichtergrund säumen — ziehen sich auf das Mesenterium hinauf gegen den Hoden zu; bei dem 3. Trichter sind diese Randfalten bis zu $8^{mm.}$ lang, der 6. hat $18^{mm.}$ Länge, der 11. wieder nur $11^{mm.}$, der 13. nur $6^{mm.}$ Dies ist der

letzte Trichter des Mesorchiums, an dessen hinterer Wurzel er steht. Die nun folgenden sitzen der Niere direct auf und sind durchschnittlich um 10—12$^{mm.}$ von der Mittellinie entfernt, so dass keine nach der Niere hinziehenden Segmentalgänge sichtbar werden können, wie bei den andern Arten. Der 14.—17. haben noch schwach ausgezogene, gewulstete Ränder; vom 18. verschwinden auch diese und nun sind bis zum 25. hin die Trichter nur zwischen 1 und 2$^{mm.}$ grosse deutlich umrandete senkrecht in die Niere eingesenkte Löcher. Die Abstände der einzelnen Trichter von einander sind ziemlich gleich, sie schwanken nur zwischen 6 und 8$^{mm.}$; der 25. steht um 3$^{ctm.}$ von dem hintern Nierenende entfernt.

Leydig[1]) hat diese Trichter und, einer handschriftlichen gütigst mitgetheilten Notiz zufolge, auch die von ihnen ausgehenden wimpernden Segmentalgänge bei Squatina schon gesehen; wenigstens glaubt dieser hochverehrte Forscher, wie er mir freundlichst mündlich mittheilte, in den von mir entdeckten Organen die Doppelreihe glasheller Knötchen wieder zu erkennen, welche er kurz in seinen Rochen und Haien (pag. 17) beschrieben hat. Es lässt sich wohl behaupten, dass die gewundenen Irrgänge der modernen Zoologie in Bezug auf die Verwandtschaftsverhältnisse der Wirbelthiere und Wirbellosen nicht oder wenigstens nicht mit solch dogmatischer Einseitigkeit eingeschlagen worden wären, wenn Jemand dieser schon im Jahre 1850 gemachten *Leydig*'schen Beobachtung weiter nachgegangen wäre. Der herrschenden Anschauung von dem Mangel verwandtschaftlicher directer Beziehungen zwischen Gliederthieren und Wirbelthieren, sowie vor Allem dem oben citirten autoritativen Ausspruche *Hyrtl*'s gegenüber ist es freilich nicht zu verwundern, dass sie gänzlich verloren gehen konnte.

Bei *Scymnus lichia* (Taf. V F. 13.) scheinen, mit Ausnahme der vordersten, gar keine Segmentaltrichter zu Grunde gegangen zu sein; ausserdem zeichnen sie sich durch ihre riesige Grösse und die starke Entwickelung ihres gewulsteten und gefransten Randes aus. Im Allgemeinen sind sie hier beim Weibchen grösser als beim Männchen; bei Acanthias ist dies umgekehrt; doch ist ihre Grösse auch abhängig von der geschlechtlichen Reife des Individuums. Bei nicht ganz ausgewachsenen Männchen z. B. sind sie

1) Ausser *Leydig* hat vielleicht auch noch *E. Bruch* etwas von diesen Oeffnungen gesehen. Er giebt nemlich auf Taf. VI Fig. 1 seiner schon citirten Arbeit eine Abbildung der unentwickelten Genitalien einer jungen weiblichen Squatina fimbriata ab, auf welcher zwischen dem Eileiter und der Insertionslinie des Mesenteriums eine Reihe von regelmässig sich wiederholenden Querstrichen zu bemerken ist. Da hier die Trichter liegen müssen, scheint es mir nicht unmöglich, dass er sie gesehen, aber nur oberflächlich betrachtet und desswegen auch ganz unkenntlich abgebildet, sowie im Texte gar nicht erwähnt hat. (s. *Edm. Bruch*, Etude sur l'Appareil de la Génération chez les Sélaciens. Strassburg 1860.)

nicht so gross, wie bei solchen mit reifem Sperma im Nebenhoden und der Samenblase. Bei einem in meiner Privatsammlung aufgestellten Präparat, das von einem Weibchen herrührt, befinden sich am Mesovarium 7 Trichter; ihre Oeffnungen sind colossal gross, sodass man am frischen Präparat in einzelne fast 1$^{ctm.}$ weit mit einer feinen Pincette hineinfahren konnte. Die Ränder (Taf. IV Fig. 13) derselben sind bei den vordersten 3 ganz glatt, bei den nächstfolgenden stark gewulstet und gefaltet; gegen die Segmentalgänge zu sind die Ränder vortretend, aber sehr kurz. Der Trichtergrund, welcher wie auch der Rand der Trichter, von Wimperepithel überzogen ist, zeigt nur wenig grobe, aber sehr viel feine Furchen und Wulste, er zieht sich ungemein weit auf die Genitalfalte hinauf, breitet sich daher auch seitlich stark aus, aber dennoch ist es leicht, schon mit der Lupe, den vom benachbarten wimperlosen Peritonealepithel etwas abgesetzten Rand des ausgebreiteten Trichters zu erkennen. An dem Mesovarium des erwähnten Präparats ist der grösste dieser drei glattgerandeten flachen Trichter 3$^{ctm.}$ lang (vom Rande des eigentlichen Loches an gerechnet bis zum entgegengesetzten, dem Ovarium zusehenden Ende) bei einer grössten Breite von 8—9$^{mm.}$. Darauf folgen hart an der Insertionslinie des Mesovariums am Mesenterium 4 stark gefaltete und gewulstete Trichter, und am Mesenterium des Enddarms sitzen wieder 4 flache ungemein stark wellig und buchtig gerandete Trichter von 8—12$^{mm.}$ Länge bei 6—7$^{mm.}$ Breite. Sie ziehen sich hoch am Mesenterium herauf; der letzte kleinste liegt tief versteckt am Grunde und daneben befindet sich weitab vom Mesenterium, der Nierenfläche aufliegend, an einer Seite des Präparats noch ein grösserer Trichter, dessen Oeffnung in den Segmentalgang freilich nicht aufzufinden war. Uebrigens unterliegen diese Organe hier, wie bei den übrigen Gattungen, sowohl nach Alter, Geschlecht und Grösse wie nach den Individuen nicht unbedeutenden Schwankungen; so sind z. B. die Trichter des hinteren Mesenteriums bei einem Männchen 7—8$^{mm.}$ lang, bei einem anderen nur 4$^{mm.}$. Ueberhaupt sind hier die Geschlechtsdifferenzen grösser, als bei den andern von mir untersuchten Arten. Bei einem Männchen von 40 ctm. Rumpflänge fanden sich am breiten Theile des Mesorchiums nur 2 ganz kleine Trichter in der Höhe des Hodens; dann folgten, dem sich sehr weit nach hinten erstreckenden Mesorchium anliegend, zunächst 2 kleinere, dann etwas grösser werdende 4 Trichter in Abständen von 1—2 ctm. bei einer Trichterlänge von $1/2$ ctm. Hier hörte das Mesorchium auf; die nun noch folgenden 5 grossen Trichter von 7—9 mm. Länge und 2—4 mm. Breite standen hart am Mesenterium des Enddarms; ihr Trichtergrund war ungemein stark in Falten gelegt, welche grösstentheils dem Rande des Trichters parallel ver-

liefen. Das Männchen hat also genau wie das Weibchen 13 offene Trichter, aber sie sind im Allgemeinen viel kleiner.

Bei *Spinax niger*, welcher in Nizza äusserst gemein, trotzdem aber nur schwer in gutem Zustande zu erhalten ist, stehen auf der Genitalfalte bis an deren hinteres Ende an der Wurzel des Mesenteriums bei beiden Geschlechtern 10 ganz kleine, weissliche Trichterpaare von kaum $1^{mm.}$ Grösse, deren schwach gerandete mit einem kurzen Lappen versehene Oeffnung (s. Taf. IV Fig. 8.) eben mit der Lupe zu bemerken ist. Noch kleiner sind die Oeffnungen der 10 weiterhin an der Insertionslinie des Mesenteriums stehenden Trichterpaare; trotzdem fallen sie hier auch am frischen Thier durch ihre weissliche Färbung sehr leicht in die Augen, sie erscheinen nemlich auf dem dunkelschwarzen Pigment des Peritoneums als Doppelreihe kleiner weisslicher Fleckchen. Ihre Ränder sind ungemein stark und unregelmässig gelappt, so dass der Eingang in den Canal häufig durch diese Lappen fast völlig verdeckt ist (Taf. IV Fig. 5, 8); am entgegengesetzten Ende zieht sich häufig der Trichtergrund in einen langen schmalen Lappen aus, dessen Epithel am Rande allmälig in das des Peritoneums übergeht. Sie stehen paarweise, ziemlich genau einander gegenüber und in der Mittellinie jenes Abschnitts, wo das Mesenterium die bekannte Unterbrechung erleidet, stossen sie hart an einander an. Das Epithel der Trichter besteht aus Geissel- und Wimperzellen.

Bei *Centrophorus granulosus* (Taf. IV Fig. 7) (erwachsenes männliches Exemplar von $40^{ctm.}$ Rumpflänge) findet sich an der hinteren Wurzel des Mesorchiums nur ein einziger schwer mit der Lupe erkennbarer Segmentaltrichter; von da an aber gehen sie ohne Unterbrechung bis auf $3^{ctm.}$ vor der Penispapille am Hinterende. Im Ganzen finden sich hier 29; hinter dem letzten scheint noch ein dreissigster ganz tief vergraben zu sein. Sie stehen in Abständen von $5-10^{mm.}$ von einander entfernt; die ersten 3 sind ganz klein, von 4.—12. schwanken sie zwischen $^1/_2$ und $1^1/_2{}^{mm.}$ Länge; der 13. und 14. sind bis zu $4^{mm.}$ lang, der 15. ist wieder kleiner und der 16—22. sind abermals zwischen 3 und $4^{mm.}$ lang. Dann nehmen sie allmälig an Grösse ab. Gewulstete Ränder haben eigentlich nur der 22.—26. Trichter. Der Trichtergrund ist bei allen grösseren sehr stark gewulstet.

Ein kleineres männliches Exemplar von etwa $25^{ctm.}$ Rumpflänge hatte gleichfalls 30 offene Trichter; der grösste derselben war aber kaum $1^{mm.}$ lang Dies zeigt, dass die Trichter im späteren Lebensalter sogar stärker wachsen, als der ganze Körper, denn während dieser an Länge nur um $^3/_5$ zugenommen, hatten sich die Trichter um das 3—4fache vergrössert.

Das Epithel besteht, wie immer, aus cylindrischen Wimperzellen.

Von *Hexanchus griseus* habe ich in Nizza nur ein reichlich 10 Fuss langes Weibchen untersuchen können. Hier fehlen am Mesovarium und am vorderen Abschnitt des Mesenteriums die Trichter vollständig; der erste tritt als kleine ungerandete Oeffnung von etwa $2^{mm.}$ Weite rechts in der Gegend des Ursprungs der Mesenterialgefässe, links etwa $2^{ctm.}$ hinter diesem auf. Diesem letzteren steht auf der rechten Seite ein ebenso kleiner gegenüber; dann folgen jederseits in Abständen von $1\frac{1}{2}^{ctm.}$ noch 2 ebenso kleine; der 4. (oder 5. rechts) ist schon $3^{mm.}$ lang, oval und von dem vorhergehenden etwa $2^{ctm.}$ weit entfernt. Im Abstand von $5^{ctm.}$ folgt hierauf ein Trichter von $5^{mm.}$ Länge, dessen äusserer Rand ganz scharf und glatt ist, während der Trichtergrund stark gewulstet und maschig erscheint und sich mit seinen Falten auf die noch hier sehr scharf abgesetzte Genitalfalte hinaufzieht. Die nun folgenden Trichter sind ebenso gebaut. Gegen die Genitalfalte hin verlaufen sich die Falten und Furchen ihres Trichtergrundes allmälig, nach aussen ist dieser durch einen scharfen Rand abgesetzt, an dessen innerer Seite sich das sehr kleine und versteckte Trichterloch befindet. Der 5. (resp. 6.) Trichter ist $5^{mm.}$ lang, von dem vorhergehenden nur $3^{ctm.}$ entfernt; der nächste ebenso gross, aber nur $2\frac{1}{2}^{ctm.}$ von ihm entfernt; der 7. schon $1^{ctm.}$ lang, bei $2^{ctm.}$ Abstand; der 8. und 9. sind ebenso gross, aber stehen noch näher und der 10. (resp. 11.) bei gleicher Grösse nur noch $6^{mm.}$ vom vorhergehenden entfernt.

Die Structur des Trichtergrundes (Taf. IV Fig. 6) dieser grossen Trichter ist recht eigenthümlich. Die auch in den Trichtern anderer Haie vorhandenen Wülste und Falten sind hier ganz besonders entwickelt; sie erheben sich ungemein stark auf dem flachen Grunde, bilden hier theils Längszüge, theils Querwülste, mitunter selbst fassen sie tiefe Gruben zwischen sich ein; so entsteht ein Netzwerk, dessen Balken meistens der Trichterlänge nach verlaufen, dabei aber oft so tiefe Löcher umranden, dass man meint in diesen den Zugang zum Segmentalgang zu haben. Dieser aber liegt allemal unter dem scharfen äusseren Rande des Organes und zwar in der hinteren Ecke desselben.

Bei *Pristiurus melanostomus* finden sich beim Männchen 10, beim Weibchen 12 Trichterpaare. Das hinterste steht bei erwachsenen Thieren etwa $2^{ctm.}$ von der Afteröffnung entfernt, das vorderste entspricht ungefähr dem Hinterrande des vorderen Mesenteriums. Sie stehen überall so ziemlich in gleichen Abständen von etwa $3^{mm.}$; sie sind sehr klein, nur gut mit der Lupe zu bemerken; ihre Oeffnungen sind nur bei stärkerer Vergrösserung (Taf. IV Fig. 3) zu erkennen. Sie wechseln meist mit einander ab, sodass die 2 demselben Körpergliede rechts und links ange-

hörenden Trichter sich schräg gegenüberstehen. Ein Trichtergrund fehlt eigentlich völlig; das wimpernde Epithel breitet sich auf dem Peritoneum lappig aus und geht fast ohne erhöhten oder gefalteten Rand in das benachbarte wimperlose Epithel über. Die vordersten 2 (oder 3?) Trichter der Genitalfalte sind ohne Oeffnung, welche, wenngleich sehr klein, den andern zukommt; sie stehen aber auch nicht mehr mit den entsprechenden Segmentalgängen in Verbindung, (Taf. IV Fig. 4), obgleich diese mit geschlossenem abgerundeten Ende nicht weit vom Trichtergrunde beginnen und in der gewöhnlichen Richtung verlaufen. Hier hat sich also der Trichter mit seinem Wimperepithel erhalten, obgleich er vom Segmentalgang getrennt ist; ein Verhältniss, welches einerseits eine Andeutung giebt, wie etwa die Reduction dieser Organe allmälig eingetreten sein mag, andererseits mit dem nachher bei Scyllium zu schildernden Verhalten wohl geeignet sein dürfte, ein Licht auf die in der Leibeshöhle aller Knochenfische von *Leydig* nachgewiesenen Wimperrinnen oder Streifen in der Nähe der Nieren zu werfen. Hierauf komme ich später zurück.

Scyllium canicula hat in beiden Geschlechtern 13 Segmentaltrichter, welche alle ungemein klein, kaum $1^{mm.}$ lang, sehr schmal spaltförmig zu sein scheinen; ein Loch ist nur mit stärkerer Vergrösserung des Mikroskops zu entdecken und es scheint nur etwa dem vordersten Trichter zu fehlen. Der hinterste steht etwas hinter der Spitze des Mastdarmblindsackes, der vorderste etwa $1^{ctm.}$ von der hintern Wurzel des vordersten Mesenteriums entfernt. Was sie vor Allem auszeichnet, ist die Ausdehnung ihres Wimperepithels auf die benachbarten Regionen; es bildet das so vom Trichter in einzelnen isolirten Lappen sich ausbreitende wimpernde Epithel eine ziemlich breite Zone, welche jederseits von der Mittellinie entlang zieht und nach aussen hin an den Rand der Niere anstösst. Auch auf das hintere Mesenterium des Enddarms hat sich (beim Männchen) das Wimperepithel von hier aus ausgebreitet. Leider war es mir nicht möglich, in Nizza dies Verhältniss am frischen Thiere genauer zu untersuchen; auch hoffte ich, die Wimperzellen noch an gut conservirten Spiritusexemplaren auffinden und verfolgen zu können. Diese Hoffnung schlug leider fehl. Hier wie bei allen anderen Haien kann das wimpernde Epithel des Peritoneums oder der Trichter nur gut an frischen Haien untersucht werden; durch die Behandlung mit Alkohol und anderen Mitteln wird es so verändert, dass es nur in den günstigsten Fällen überhaupt noch zu erkennen bleibt. Allerdings sind trotzdem die Trichter an manchen Stellen scharf vom umgebenden Epithel abgesetzt, an anderen aber ist eine Auflösung in der Weise eingetreten, dass sich einzelne Fetzen

Epithel vom Aussehen desjenigen der Trichter mitten zwischen das andere eigentliche Peritonealepithel eingeschoben haben.[1])

Diese Ausbildung einer mehr oder minder zusammenhängenden bandförmigen Wimperfläche zwischen den beiden Nieren scheint nicht ohne Bedeutung zu sein; im letzten Abschnitt werde ich die Frage discutiren, ob ein Vergleich derselben mit der analog gelagerten Wimperfurche der Knochenfische (*Leydig*) Aussichten bietet, um den grossen Gegensatz, welcher zweifellos zwischen dem Urogenitalsystem der Plagiostomen und Knochenfische besteht, zu mildern oder gänzlich zu beseitigen.

Ganz ähnlich, wie bei Scyllium, scheinen die Trichter bei *Chilosscyllium* zu sein; nur sind sie hier breiter und platter, somit mehr den Trichterplatten von Pristiurus ähnlich. Bei dem einzigen untersuchten Exemplar — einem jungen Weibchen von $28^{ctm.}$ Körperlänge — fanden sich 12 oder 13 solche Trichterplatten; doch liess sich nicht mit Sicherheit unterscheiden, ob sie wirklich durchlöchert, also echte Trichter, waren oder nicht. Keine dieser Platten, deren Epithel vermuthlich auch Wimperepithel ist, war von ihrem Segmentalgang getrennt. Ihre Verbreitung war wie bei Scyllium und Pristiurus.

Bei dem schon früher untersuchten *Cestracion*-Weibchen fanden sich an der Wurzel der hinteren Abtheilung bei den Genitalfalten, und zwar an deren äusserer Fläche, je 10 ovale Platten, welche kleine Löcher aufwiesen und deren Plattengrund ähnlich wie bei Hexanchus gebaut zu sein scheint. Der 8. und 9. von vorn gerechnet sind die längsten, fast $9^{mm.}$ lang, mit der Längsaxe nach hinten gerichtet. Sie folgen sich alle in ziemlich gleichen, der Wirbellänge entsprechenden Abständen. Der 10. steht noch reichlich $2^{ctm.}$ vor der Spitze des Mastdarmblindsackes. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dies auch Segmentaltrichter sein werden. Leider war der Erhaltungszustand des Exemplars so schlecht, dass es unmöglich war, durch Präparation der Segmentalgänge vollständige Sicherheit dafür zu gewinnen. Andererseits erinnern die erwähnten ovalen Platten in ihrer Stellung, dem Ort ihres Vorkommens und ihrer Structur so vollständig an die Trichter andrer Gattungen, namentlich von Hexanchus, dass ich meinerseits nicht im Geringsten an dem Vorhandensein wirklicher

---

[1]) Bei einem schlecht erhaltenen männlichen Exemplar von Scyllium catulus — den ich auffallender Weise in Nizza nicht ein einziges Mal zu Gesicht bekam — finde ich sehr zahlreiche spaltförmige Trichter im hinteren Theil der Leibeshöhle. Wie sie sich in der Nähe der Genitalien verhalten, liess sich nicht bestimmen, da diese aus der Leibeshöhle entfernt worden waren.

Trichter bei dieser Gattung mehr zweifle. In meiner ersten Arbeit konnte ich mich nicht so entschieden ausdrücken, weil ich damals erst eine einzige Gattung (Acanthias) mit persistirenden Segmentaltrichtern kennen gelernt hatte und mir die Uebung im Erkennen derselben, wie ich sie jetzt besitze, fehlte.

Bei einem 17$^{ctm.}$ langen männlichen Embryo von *Centrina Salviani* fanden sich 23 Trichter vom hintersten Leibeshöhlenende bis etwa 5$^{mm.}$ hinter dem Hinterende des Hodens; die hintersten 10 sind einfache Löcher von sehr geringer Grösse und ohne wulstigen Rand; darauf folgen 13 weitere Trichter, deren hie und da deutlich hervortretender Rand in eine mitunter recht grosse Trichterplatte ausgezogen ist. Die Zellen ihres Epithels unterscheiden sich durch ihre Kleinheit, wie immer, von denen des Peritonealepithels; es liess sich nicht mehr entscheiden, ob es Wimperepithel war oder nicht. Die Trichterplatten sind lang gestreckt; mehrere derselben berühren sich, so dass durch sie schmale Züge des eigentlichen Epithels hergestellt werden, welche, ähnlich wie bei Pristiurus, dicht am Mesenterium entlang ziehen. Weiter nach vorn fanden sich noch 12 geschlossene Segmentalgänge, von denen die 7 ersten (s. unten) zu den vasa efferentia schon umgewandelt waren. Da bei allen andern Plagiostomen die Rückbildung der Trichter sehr früh beginnt, so ist anzunehmen, dass auch die erwachsene Centrina 23 offene Segmentaltrichter haben, und dass der erste derselben etwas hinter dem Hinterende der Geschlechtsfalte liegen wird.

§ 2. *Die Segmentalgänge.*

Ursprünglich sind diese natürlich in gleicher Zahl vorhanden, wie die Segmentaltrichter. Wo die letzteren obliteriren, bleiben aber jene nicht selten bestehen, so z. B. ausnahmslos am Mesorchium der Männchen; doch gehen sie häufig ganz zu Grunde.

Ihre Structur ist äusserst einfach: der Trichtergrund verlängert sich direct in ein mehr oder minder weites meist cylindrisches Rohr, dessen Wandung bei den grösseren Arten aus ziemlich festem Bindegewebe besteht, auf welchem innen eine meist einfache Lage wimpernder cylindrischer oder prismatischer Zellen sitzt. Die Wimperhaare sind hier gewöhnlich recht lang, bei Acanthias z. B. länger als die des Trichters; sie stehen so, dass der durch sie erregte Strom in der Richtung von der Leibeshöhle in die Drüse hinein geht. Sie stehen anfänglich direct mit den ersten, ursprünglich in der Einzahl in jedem Segment sich bildenden Malpighischen Körperchen der Niere in Verbindung; bei Chiloscyllium jedoch und Mustelus habe ich auch an fast erwachsenen Thieren diese Segmentalgänge in Ver-

bindung mit echten *Malpighi*'schen Körperchen gesehen; (Taf. V Fig. 4 *c. m.* und Taf. VI Fig. 7 *c. m.*) meistens scheinen die letzteren bei der Ausbildung des Embryo's zu verschwinden, um durch die später auftretenden ersetzt zu werden. Bei Squatina glaube ich auch den Zusammenhang der vasa efferentia — welche nichts andres, als Segmentalgänge sind — mit *Malpighi*'schen Körperchen erkannt zu haben; das einzige mir vorliegende Präparat habe ich durch mikroskopische Untersuchung nicht zerstören wollen. Dass sie aber bei den verschiedenen Gattungen der in diesem Abschnitt behandelten Gruppe in keiner Weise direct mit dem Harnsamenleiter, oder mit dem Ausführungsgang der *Leydig*'schen Drüse oder dem eigentlichen Harnleiter in Verbindung stehen, ist äusserst leicht durch die Präparation namentlich an den grossen Arten zu erweisen. Sie treten ausnahmslos in die Substanz der Niere ein. Am Mesorchium namentlich, wo sie zum Theil zu den vasa efferentia des Hodens metamorphosirt worden sind, ist der directe Zusammenhang mit den Schläuchen der *Leydig*'schen Drüse unschwer nachzuweisen.

Ich untersuche zunächst *die Arten der ersten Gruppe mit offenen Trichtern.*

Dass es in der That die in der Höhe der Genitalfalte sich befindenden Segmentalgänge sind, welche beim *Männchen* durch allmälige Umbildung zu den Ausführungsgängen des Hodens werden, geht — auch ohne die Entwickelungsgeschichte zu Hülfe zu nehmen — aus ihrer Lagerung, Zahl, Stellung und Structur hervor. Das instructivste Beispiel bieten in dieser Beziehung die Gattungen Scymnus, Centrophorus, Squatina und Acanthias dar. Bei *Scymnus lichia* ♂ finden sich, wie schon bemerkt, nur 2 ganz kleine Trichter am Mesorchium in der Höhe des Hodens; sie stehen nur etwa $1^1/_2$ ctm. von einander entfernt und der von ihnen ausgehende deutlich auf dem Mesorchium als erhabener Streif wahrnehmbare Segmentalgang (Taf. V Fig. 3 *s. g.*) geht von jedem Trichter aus schräg von vorn und aussen nach hinten und innen, also gegen die Niere zu Nun folgen am Mesorchium nach vorn gegen den Kopf zu noch 8—10 ähnliche Gänge in gleicher Richtung und Abstand von einander; in der nach dem unversehrten Organ gemachten Zeichnung (Taf. IV Fig. 3 *s. v. e.*) sind nicht alle durchscheinend sichtbar; sie entspringen aus der Wurzel des Hodens, ohne dass ihr Ursprung ohne Weiteres deutlich erkennbar wäre und sie treten ebenso wie die zweifellos hinten am Mesorchium befindlichen Segmentalgänge in die *Leydig*'sche Drüse ein. Noch weiter nach vorn treten ganz ähnliche Canäle an den Vorderrand des Mesorchiums gegen den Kopf des sogenannten Nebenhodens nach vorn hin zu. Die etwas abweichende Richtung der vordersten vasa efferentia bei Scymnus

lichia beruht auf der eigenthümlichen Lage des Hodens in dieser Gattung (s. weiter unten bei den Genitalien).

Bei *Centrophorus granulosus* ♂ (Taf. VI Fig. 4) finden sich 9 aus der Hodenwurzel hervorkommende Segmentalgänge im Mesorchium, welche in gleicher Richtung und in gleichem Abstande wie die vordersten mit einem Segmentaltrichter beginnenden Segmentalgänge auf die Niere (*Leydig*'sche Drüse) zustreben. In der Zeichnung (Taf. VI Fig. 4) sind nicht alle sichtbar, sondern theilweise durch Bindegewebe verdeckt. Der vorderste steht ziemlich weit hinter dem Vorderende des Hodens am Mesorchium; vor ihm tritt noch ein 10. blind endigender auf, welcher den Hoden nicht mehr erreicht, aber durch seine Verbindung, Richtung und Structur sich gleichfalls als ein metamorphosirter Segmentalgang erweist. Da aber auch dieser noch nicht so weit nach vorn reicht, als die Hodenspitze, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass die vordersten Segmentalgänge zu Grunde gegangen sind.

Bei *Squatina vulgaris* folgen den 13 am Mesorchium befindlichen mit deutlichen Trichtern oder Oeffnungen versehenen Segmentalgängen (Taf. V Fig. 2 *s. g.*) noch 6 in gleichen Abständen und in gleicher Richtung verlaufende Canäle, welche keine Oeffnungen (Taf. V Fig. 2 *s. v. e.*) äusserlich besitzen, sondern aus der Hodenwurzel entspringen, und sich, wie jene andern zweifellosen Segmentalgänge, in den vorderen Abschnitt der Niere einsenken. Zwischen diesen 6 deutlich mit den Hoden durch ein später zu beschreibendes Canalgeflecht in Verbindung stehenden vasa efferentia und dem ersten nur ein ganz feines Loch aufweisenden echten Segmentalgang findet sich noch ein andrer (Taf. V Fig. 2 *s g'*.), welcher weder an den Hoden zu verfolgen war, noch auf dem Mesorchium ein Loch erkennen liess. Höchst wahrscheinlich wird derselbe also blind endigen; dass sein Ende bei der grossen Feinheit des Canales und der Zähigkeit des umgebenden faserigen Bindegewebes sich meiner Nachforschung an dem einzigen mir zu Gebote stehenden Exemplare entzog, ist sehr zu bedauern. Indessen scheinen mir doch die geschilderten Verhältnisse auch so schon unwiderleglich zu beweisen, dass die ersten 6 als vasa efferentia anzusprechenden Canäle nur umgewandelte Segmentalgänge sein können, da sie ohne Unterbrechung in die echten mit Trichtern versehenen Segmentalgänge übergehen, in gleichen Abständen von einander und in derselben Richtung fast parallel im Mesorchium verlaufen und gleichfalls mit der *Leydig*'schen Drüse in Verbindung stehen. Auch hier scheinen sie zuerst an *Malpighi*'sche Körperchen (Taf. V Fig. 2 c. m.) heranzutreten (wie bei Scyllium); zu völliger Sicherheit konnte

ich an dem einzigen untersuchten Exemplar in dieser Beziehung nicht kommen. Ganz ähnlich wie Squatina verhält sich Acanthias vulgaris.

Wenn sich aber bei den 4 hier abgehandelten Gattungen die Homologie der vasa efferentia mit Segmentalgängen schon aus dem morphologischen Verhalten des erwachsenen Thieres so zweifellos ergiebt, so können natürlich auch bei der grossen entwicklungsgeschichtlichen Uebereinstimmung in den beiden durch Mustelus und Acanthias repräsentirten Extremen die vasa efferentia der andern Gattungen nichts andres sein, als metamorphosirte Segmentalgänge. Dass unter Umständen alle am Mesorchium ursprünglich vorhandenen, mit Ausnahme der vordersten (Rochen, Scyllium etc.), zu Grunde gehen, kann nicht Wunder nehmen; findet sich doch auch bei Amphibien, deren Urogenitalsystem sich im Grunde von dem der Plagiostomen nicht wesentlich unterscheidet, eine ziemlich wechselnde Zahl von Ausführgängen des Hodens je nach den Gattungen.

Die anderen im ausgewachsenen Zustande mit Segmentaltrichtern versehenen Gattungen haben eine viel geringere Zahl von zu vasa efferentia umgewandelten Segmentalgängen. Bei Pristiurus melanostomus finde ich nur drei Ausführgänge des Hodens, bei Scyllium canicula sogar nur einen einzigen.

Die Zahl der mit offenen Trichtern in Verbindung stehenden Segmentalgänge ist natürlich derjenigen der Trichter gleich. Nur ein einziges Mal habe ich bei einem Acanthias einen sich gabelnden und auch in 2 Trichter übergehenden Segmentalgang gesehen; ob zur Ausgleichung daneben ein blind endigender Gang vorhanden war, liess sich nicht feststellen.

Die Richtung, in welcher die Segmentalgänge auf die Niere zustreben, ist durch mancherlei Verhältnisse bedingt; allgemein Gültiges lässt sich hierüber nicht sagen. Bei *Pristiurus* stehen die hintersten in der Nähe des Darmblindsackes befindlichen fast horizontal von innen nach aussen; je weiter sie nach vorn treten, um so mehr ziehen sich die ganz graden Gänge nach hinten und aussen. Umgekehrt wie bei dem Männchen stehen sie bei dem Weibchen. Die vordersten sind hier die wenigst steilen, je weiter nach hinten, um so sagittaler wird ihr Verlauf. Bei *Scyllium canicula* war ihre Richtung nicht zu bestimmen, da sie der Niere zu dicht aufsassen. Ganz ähnlich wie bei Pristiurus verhalten sich die Mehrzahl der Trichter bei *Spinax niger* ♀, nur die am Mesovarium waren stark nach hinten geneigt. Ueber die Richtung derselben bei einigen andern Gattungen (Squatina, Centrophorus etc.) geben die Abbildungen Aufschluss.

Im *weiblichen Geschlecht* werden ausnahmslos die vordersten Segmentalgänge des Mesovariums mehr oder minder weit zurückgebildet. Bei der Mehrzahl der Gattungen scheinen sie hier vollständig zu verschwinden; bei einigen bleiben sie jedoch zweifellos in Rudimenten bestehen. Bei *Scyllium canicula* ♀ finde ich am vorderen Ende der Genitalfalte eine Anzahl von kurzen Schläuchen (Taf. V Fig. 1 s. g.), welche in derselben Richtung und in gleichen Abständen von einander verlaufen, wie die zweifellosen Segmentalgänge. Sie stehen aber weder mit Trichtern in Verbindung noch auch nach aussen hin mit den Rudimenten der *Leydig*'schen Drüse; sie endigen blind mehr oder minder weit von dem kaum gewundenen *Leydig*'schen Gang, ohne diesen zu kreuzen, wie sie es doch ursprünglich gethan haben mussten. Bei *Acanthias vulgaris* finden sich im Mesovarium des ausgewachsenen Thieres mehrere Segmentalgänge, welche sich durch ihre Verbindung mit der Niere, Abstand und Verlauf noch deutlich als solche erweisen; einige derselben waren deutlich bis an gelappte aber ungeöffnete Anschwellungen (Taf. V Fig. 8) zu verfolgen, welche ihrem Bau und Stellung nach nichts andres sein können, als umgewandelte Segmentaltrichter. Bei andern war das blinde Ende nicht mehr in dem dichten Gewebe des Mesovariums aufzufinden. Nicht ohne Interesse ist ferner die hier bei Acanthias gemachte Beobachtung, dass diese sich im Mesovarium verlierenden Segmentalgänge mitunter seitliche Sprossen treiben können (Taf. V Fig. 9. 10); diese seitlichen Gänge enden bald in kolbigen Anschwellungen, welche bis an die Spitze ein deutliches Lumen zeigen, oder sie breiten sich bei Verlust ihrer Höhlung flächenhaft aus. Diese seitlich abtretenden Kanäle der eigentlichen Segmentalgänge sind wohl den Netzen zu vergleichen, welche sich im Mesorchium der Männchen an der Basis des Hodens finden. Bei *Pristiurus* habe ich vergeblich nach solchen verkümmerten Segmentalgängen im Mesovarium gesucht; doch mag hier das massenhaft vorkommende Pigment vielleicht einige Rudimente derselben verdeckt haben. Bei *Chiloscyllium plagiosum* M. u. Tr. finden sich am vorderen Ende der *Leydig*'schen Drüse, ihrem 3. bis 5. Knäuel entsprechend, 3 rudimentäre Segmentalgänge (Taf. V Fig. 4 s. g,); der erste steht senkrecht gegen den *Leydig*'schen Gang, endigt aber in kurzer Entfernung von ihm; der zweite ist etwas länger, erreicht aber auch den Ausführgang der *Leydig*'schen Drüse nicht; der dritte kreuzt ihn schon und zwar hinter der Einmündung des Harncanälchens vom 5. Knäuel in den *Leydig*'schen Gang, erreicht aber das 6. Knäuel nicht. Der 4. endlich verbindet sich mit dem 7. Knäuel derselben und zwar mit einem Malpighischen Körperchen (Taf. V Fig. 4 c. m. u. Taf. VI Fig. 7). Es liess sich an dem untersuchten Exemplar nicht sicher feststellen, ob

diese rudimentären und die oben beschriebenen mit Trichtern in Verbindung stehenden Segmentalgänge ein Lumen hatten oder nicht; indessen ist es wahrscheinlich. Bei den Weibchen der andern Gattungen, die mir vorlagen, habe ich vergeblich nach solchen rudimentären Segmentalgängen im Mesovarium gesucht; nur bei Hexanchus kommt hier ein dichtes Geflecht von Gefässen vor, von denen ein Theil gewiss hierher gehört. Da mit ihm noch andre rudimentäre Organe verbunden sind, die in der Geschlechtsfalte liegen, verschiebe ich die Schilderung derselben bis auf die Untersuchung der Genitalien.

Die Arten der zweiten Gruppe, deren Trichter ausnahmslos zu Grunde gehen, verhalten sich in Bezug auf die Segmentalgänge, wie die der ersten. Auch hier gehen im Bereiche der Genitalfalte des Männchens einige (1—3) in die vasa efferentia des Hodens über; die dahinter gelegenen verschwinden, wie es scheint, gänzlich. Beim Weibchen gehen auch die der Genitalfalte fast überall zu Grunde. Ob die hier mitunter (z. B. bei Galeus) vorkommenden von Cylinderepithel ausgekleideten Cysten (Taf. IX Fig. 6) als Rudimente solcher Segmentalgänge aufzufassen sind, wird später erörtert werden. Solche Cysten habe ich aber bis jetzt nur bei Galeus canis, Acanthias und Hexanchus gefunden; den anderen Gattungen (Mustelus, Chimaera, Raja, Torpedo etc.) fehlen sie wohl vollständig.

Der in der Einleitung hervorgehobene Gegensatz zwischen den Plagiostomen mit und ohne persistirende Trichter: dass nemlich bei jenen eine grössere Zahl von vasa efferentia vorkämen, als bei diesen — wird nun wieder etwas gemildert; es giebt Haie ohne Segmentaltrichter (Mustelus), welche eine grössere Zahl (3) von vasa efferentia besitzen, als einige Gattungen (z. B. Scyllium) mit Trichtern, bei denen ähnlich wie bei den Rochen nur ein einziges vas efferens vorkommt. Es ist somit nicht unmöglich, dass eine Durchmusterung der bisher nicht untersuchten Formen auch das umgekehrte Beispiel von Haien ohne offene Trichter, aber mit zahlreichen vasa efferentia kennen lehren wird.

§ 3. Der Drüsentheil der Niere.

Hyrtl hat bekanntlich nur den hinteren Abschnitt derselben als eigentliche Niere angesehen, den vorderen dagegen (freilich nur bei Chimaera) als *Leydig*'sche Drüse bezeichnet und mit jener in Gegensatz gebracht. *Leydig* kennt (Rochen und Haie) diesen Gegensatz nicht; er beschreibt die Ausdehnung der Niere ganz richtig, giebt an — was übrigens auch schon früher bekannt war —, dass die Niere der Rochen kürzer, gedrungener sei als die der Haie, dass bei diesen (l. c. p. 70) oft das vordere Ende isolirte Läppchen bilde und dass bei Raja batis die linke

Niere immer in zwei wieder etwas eingekerbte Abtheilungen zerfallen sei, von denen die obere weitweg von der unteren gerückt wäre. *Stannius* hat wieder den Gegensatz beider Abtheilungen der Niere streng festgehalten (Vergl. Anat. 2. Aufl. p. 262 und p. 278).

Dieser Unterschied ist jedoch nur ein scheinbarer; beide legen sich, wie bereits aus der ersten Arbeit ersichtlich ist und später genauer geschildert werden soll, gleichzeitig und in absolut identischer Weise an, sodass sie ursprünglich nur Theile derselben morphologischen Anlage sind. Oder besser gesagt: die *Leydig*'sche Drüse uud die sogenannte Niere entstehen durch die Umwandlung und das Wachsthum der in jedem einzelnen Segment sich nahezu gleichzeitig und in übereinstimmender Weise bildenden Segmentalorgane, sind also auch nicht morphologisch verschieden.

Da jedoch die später sich ausbildenden Ausführungsgänge beider Abschnitte der Niere insofern einen gewissen Gegensatz erkennen lassen, als der eine, nemlich der Ausführungsgang der vorderen *Leydig*'schen Drüse, beim Männchen zum Samenleiter wird, der andre aber immer ausschliesslich Harnleiter bleibt: so halte ich es für zweckmässig, diesen Unterschied auch in der Bezeichnung festzuhalten. Ich werde desshalb den vorderen Nierenabschnitt mit *Hyrtl* als *Leydig*'sche Drüse und ihren Ausführungsgang als *Leydig*'schen Gang, den hinteren aber als eigentliche Niere und deren Ausführgänge als Harnleiter bezeichnen. Dass diese Scheidung eine ganz willkürliche und doch in gewisser Weise berechtigte und brauchbare ist, wird sich später ergeben.

A. Die Leydig'sche Drüse beginnt (bei den Haien der ersten Abtheilung) bald hinter dem Kopfe des Nebenhodens, bald etwas vor demselben, oder dicht neben der Eileiterdrüse; nach hinten reicht sie meist bis weit über die Mitte des Rumpfes hinaus. Ihre vordersten Theile sind gewöhnlich von den starken Windungen des Samenleiters oder vom Eileiter (namentlich zur Zeit der Brunst) völlig verdeckt, bald aber treten sie mit ihren Seitenrändern hervor, indem sie ganz allmälig von vorn nach hinten sowohl an Breite wie Dicke des Parenchyms zunehmen. Ihr hinteres Ende ist immer so breit, wie das vordere der hart an sie anstossenden eigentlichen Niere; auch lässt sich meistens im äusseren Aussehen (am frischen Thiere) kein Unterschied zwischen beiden entdecken; nur ist das vordere Ende der *Leydig*'schen Drüse häufig weniger intensiv roth, als das hintere und die eigentliche Niere; wahrscheinlich wohl, weil hier das dickere Parenchym stärker mit Blut erfüllt ist, als dort. Dennoch ist die Gränze scharf bezeichnet durch die Beziehung zu den Ausführungsgängen: soweit die *Leydig*'sche Drüse herabreicht, giebt sie jedem Segment ent-

sprechend je einen Harncanal zum *Leydig*'schen Gang ab, welcher beim Weibchen grade verläuft, beim Männchen sich häufig ungemein stark windet, und dann durch diese Windungen den fälschlich sogenannten Nebenhoden bildet. Der hintere Abschnitt des *Leydig*'schen Ganges endlich bleibt beim Weibchen meist dünn, beim Männchen dagegen schwillt er zu einer grossen eigenthümlich gebauten Samenblase an, welche bei erwachsenen Thieren grade wie die Windungen des *Leydig*'schen Ganges immer strotzend voll von reifen Zoospermen gefunden wird.

Die relativ längste *Leydig*'sche Drüse hat (unter den von mir untersuchten Arten) Scymnus lichia, die kürzeste Raja clavata; bei jener Art endet sie im ausgewachsenen Männchen von $38^{ctm.}$ Thoraxlänge erst $4^{ctm.}$ vom After, bei dieser im jungen Weibchen von $6{,}5^{ctm.}$ Thoraxlänge $3{,}5^{ctm.}$ vom After (s. unten die Tabelle in § 3 B.)

In Bezug auf die Einzelheiten des Baues und der Anordnung der Theile herrscht hier sehr grosse Mannichfaltigkeit. Da ich von manchen Gattungen nur das eine Geschlecht untersuchen konnte und für eine auch das Detail zusammenfassende erschöpfende Schilderung trotz der ziemlich grossen Zahl von untersuchten Formen doch das Material fehlt: so gebe ich hier eine genauere Mittheilung der vereinzelten Beobachtungen.

Zwei Weibchen von *Pristiurus melanostomus*, von denen nur das eine ($15^{ctm.}$ Thoraxlänge) angeschwollenen Eileiter, Eischalendrüse und Eierstock besass, stimmten beide doch in Länge und Structur der *Leydig*'schen Drüse sehr überein. Diese hat eine Länge von $5{,}5^{ctm.}$ in beiden Geschlechtern. Ihr hinterster Lappen stösst hart an den vordersten der eigentlichen Niere an, darauf folgen nur undeutlich durch Einkerbungen von einander abgesetzt noch mehrere Lappen von etwa $3^{mm.}$ Breite; von da an trennen sich die nun folgenden gänzlich von einander und nehmen so sehr an Grösse ab, dass die Längsabstände zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Segmentaldrüsen diese um das 3—4fache übertreffen. Das vorderste Ende des *Leydig*'schen Ganges und der hier ungemein klein werdenden *Leydig*'schen Knäuel (wie ich jedes einzelne der *Leydig*'schen Drüse angehörende Segmentalorgan nennen will), konnte wegen des ungemein störenden schwarzen Pigmentes, welches hier alle Organe überzieht, nicht genauer verfolgt werden. Bei dem Männchen hat die *Leydig*'sche Drüse dieselbe Ausdehnung, aber eine sehr viel grössere Dicke und Längsausdehnung ihrer einzelnen Lappen; hin und wieder zwar gelingt es, einige derselben von einander zu trennen, ohne dass ein Abreissen der einzelnen Harncanälchen nöthig wäre; aber eine so weit gehende Trennung der doch wohl immer isolirten *Leydig*'schen Knäuel, wie solche beim Weib-

chen Regel ist, kommt beim Männchen nicht vor. Bei dem letzteren bildet daher die *Leydig*'sche Drüse eine bis zum sogenannten Nebenhodenkopf leicht zu verfolgende compacte Masse, während sie beim Weibchen im vorderen Theile so schmal und in ihre einzelnen Knäuel aufgelöst erscheint, dass nur das Mikroskop über ihre Ausdehnung nach vorn hin Aufklärung verschafft.

Scyllium canicula. Beim Weibchen von 13ctm. Länge des Thorax endigt die 6ctm. lange *Leydig*'sche Drüse etwa $3^1/_2$ ctm. vom Hinterende der Leibeshöhle, und reicht als deutlich erkennbarer Streif bis zur Höhe der Eischalendrüse; hier aber ist sie schon sehr dünn und kaum 2mm. breit. Weiterhin lässt sich dann mit dem Mikroskop der *Leydig*'sche Gang ziemlich weit verfolgen; mit ihm verbinden sich mindestens 8 ganz isolirte Knäuel, in welchen keine Spur von *Malpighi*'schen Körperchen zu sehen ist; den vordersten 4 Knäueln, die ziemlich ungleich an Grösse sind, entsprechen keine rudimentären Segmentalgänge, deren erster erst dem fünften Knäuel (Taf. V Fig. 1 *sg.*) gegenüber auftritt. Die einzelnen Canäle dieser isolirten Lappen sind zwischen 0,04 und 0,1mm. weit; die weiteren scheinen zu wimpern; der *Leydig*'sche Gang ist hier reichlich doppelt so weit; in dem mehr compacten hinteren Theil der Drüse haben die Harncanälchen eine gleiche Weite wie vorn, der *Leydig*'sche Gang ist etwa 0,15mm. weit. Bei einem Männchen von 15ctm. Thoraxlänge ist die *Leydig*'sche Drüse etwa 7ctm. lang, und bis ans vorderste Ende hin sehr compact, so dass eine Unterscheidung der einzelnen Knäuel nicht, wie beim Weibchen, möglich ist. Sie schiebt sich überall zwischen die engen Windungen des vas deferens (*Leydig*'schen Ganges) ein, so dass es unmöglich ist, diesen herauszupräpariren, ohne die *Leydig*'sche Drüse irgendwo zu verletzen.

Chiloscyllium plagiosum. Hier beginnt (Taf. V Fig. 4) die *Leydig*'sche Drüse mit einem ziemlich grossen Knäuel von Harnkanälchen eben vor der Eileiterdrüse; von da auf etwa 14mm. Länge finden sich noch 6 ganz isolirte Knäuel. Diese sind meist langgestreckt, aber mit ihrer Längsaxe nahezu senkrecht gegen den *Leydig*'schen Gang gestellt; die Entfernung zwischen je zweien ist etwas grösser, als die Breite der Knäuel. Der achte Knäuel stösst schon hart an die nächstfolgenden der *Leydig*'schen Drüse, welche im Ganzen 4,2ctm. lang ist und bis auf 14mm. vor dem After nach hinten reicht. Die Harnkanälchen der isolirten vordersten Knäuel sind 0,05mm. weit, ihre Windungen nicht sehr eng, so dass man jeden auf lange Strecken hin verfolgen kann. In den vorderen Knäueln, welchen die 3 rudimentären Segmentalgänge entsprechen, finden sich auch noch

rudimentäre *Malpighi*'sche Körperchen ohne Glomerulus (Taf. VI Fig. 6, 7). Mitunter sind dieselben nur einfache terminal den Harncanälchen aufsitzende Blasen von 0,1mm. Durchmesser; gewöhnlich aber sitzen an jeder *Malpighi*'schen Blase zwei Harncanälchen an (Taf. VI Fig. 7). Man kann sie füglich reitende *Malpighi*'sche Körperchen nennen. Unter diesen zeigte eines, welches dem vordersten Knäuel angehörte, an einer den beiden Harncanälchen abgewandten Stelle eine Spalte, in welche ein wenig vom umgebenden Bindegewebe eindrang. Es ist wohl anzunehmen, dass sich hier (Taf. VI Fig. 6 c. m.) ursprünglich der Glomerulus ansetzte, von dem jetzt freilich im Innern der Blase keine Spur zu sehen war. Der in der Abbildung tief liegende Fortsatz der *Malpighi*'schen Blase (Taf. VI Fig. 6 *b.*) setzt sich in einen bis weit in den Knäuel hinein verfolgbaren Harncanal fort, der oberflächlich gelegene (Taf. VI Fig. 6 a) dagegen macht einige kurze scharfe Biegungen und endet dann plötzlich blind (bei a'). Es ist daher anzunehmen, dass dieser zweite Canal der Rest des sonst völlig verschwundenen Segmentalganges ist, eine Vermuthung, welche durch das gleich zu beschreibende Verhalten der *Malpighi*'schen Körperchen im 7. und 8. Knäuel bestätigt wird. Verfolgt man jenes eigentliche Harncanälchen weiter, so sieht man, dass ihm eben auch der kurze Ast zugehört, auf welchem terminal die zweite kleinere *Malpighi*'sche Blase aufsitzt, während nach der andern Seite hin sich der eigentliche Harncanal weiter verfolgen lässt. Im zweiten Knäuel (von vorn gerechnet) fand sich kein *Malpighi*'sches Körperchen, wenigstens kein deutlich als solches erkennbares, vor; im dritten bis sechsten nur je ein ganz rudimentäres, im siebenten dagegen mit einem Male ein vollständig ausgebildetes (Taf. VI Fig. 7). Hier fehlte der Glomerulus nicht, ebensowenig die beiden an die Blase tretenden Harncanälchen; der eine davon trat in den Knäuel ein, der andere nach entgegengesetzter Richtung über den *Leydig*'schen Gang weg, es war der erste vollständige d. h. wenigstens mit der Niere in Verbindung stehende Segmentalgang (Taf. V Fig. 4 *sg*, Taf. VI Fig. 7 *s. g*). Ob in dem achten Knäuel mehr als ein *Malpighi*'sches Körperchen vorhanden war, liess sich, da jenes bei der Präparation halb zerstört worden war, nicht mehr erkennen. Die vollständige Identität in Bau und Stellung der rudimentären *Malpighi*'schen Körperchen (an der vordern und innern Seite der Knäuel) mit dem letzten auch durch den Glomerulus als solches bezeichneten des achten Knäuels zeigt deutlich, dass jene in der That nur in Folge des Verschwindens des Segmentalganges zurückgebildete echte *Malpighi*'sche Körperchen sein können. Bei andern Arten geht, wie mehrfach hervorgehoben, diese Reduction noch weiter, Segmentalgang und die *Malpighi*'sche Blase verschwinden vollständig in den vorderen Abschnitten der *Leidig*'schen Drüse (Pristiurus?,

Scyllium, Acanthias etc.). In dem compacten Theile derselben haben die Harncanälchen eine Weite von 0,04 bis zu $0,1^{mm.}$, die *Malpighi*'schen Körperchen einen grössten Durchmesser von $0,3^{mm.}$ In jedem Lappen liegt immer nur ein grösseres, welches mit dem Segmentalgang in Verbindung steht; mitunter scheint sich daneben noch ein (oder 2?) kleineres zu entwickeln, wie in dem vordersten isolirten Lappen der Drüse.

Scymnus lichia. Die *Leydig*'sche Drüse des Weibchens ist hier sehr eigenthümlich; leider stand mir nur ein defectes Präparat zu Gebote, so dass ich über ihre Ausdehnung nach hinten hin und ihren Uebergang in die eigentliche Niere nichts aussagen kann. In dem vorliegenden Bruchtücke, welches einem erwachsenen Weibchen von reichlich 3 Fuss Länge entnommen war, hatte diese Drüse noch eine Länge von $16^{ctm.}$. Das hintere grössere Stück (Taf. VI Fig. 5) war über $9^{ctm.}$ lang, stark gelappt und eingeschnitten, hinten etwa $15^{mm.}$, vorn nur $6^{mm.}$ breit und spitz abgerundet; der *Leydig*'sche Gang verlief hier oberflächlich, kaum gewunden und er gab an diesen Abschnitt 7 Canälchen zu den einzelnen Lappen ab, die anfangs in den Furchen zwischen diesen verliefen. Weiter nach vorn setzte sich dieser Theil in einen nur $2-3^{mm.}$ breiten sehr dünnen Streifen (Taf. VI Fig. 5 a) vielfach in einander verschlungener Harncanälchen fort, von dessen Vorderende nach aussen hin eine ziemlich grosse Zahl von schmalen aus nahezu graden Harncanälchen gebildeten noch feineren Streifen von $6-8^{mm.}$ Länge an ein kleines eirundes Körperchen (Taf. VI Fig. 5 c.) herantritt. Diesem folgten nach vorn noch 4 ungefähr ebenso grosse in etwas ungleichen Abständen und darauf ein fast $8^{mm.}$ langer Lappen, welcher ziemlich nahe am Diaphragma dem Schlunde hart anlag. Es schienen auf den ersten Anblick diese Lappen (Taf. VI Fig 5 b) die Blutgefässdrüsen oder Nebennieren zu sein, welche an dieser Stelle immer besonders stark entwickelt sind; die mikroskopische Untersuchung ergab jedoch, dass sie gleichfalls noch zur *Leydig*'schen Drüse gehörten. Es bestanden nemlich die erwähnten scheinbar isolirten Lappen aus äusserst dichtverschlungenen Harncanälchen von $0,08-0,10^{mm.}$ Durchmesser; zwischen ihren Windungen liessen sich keine *Malpighi*'schen Körperchen erkennen, nicht einmal Rudimente derselben. Die einzelnen Körper waren untereinander verbunden durch kurze Längscanäle, welche entstanden sind durch Verschmälerung der aus den nächstvorderen Lappen tretenden kurzen Ausführungsgänge. Der so entstandene gemeinschaftliche Ausführungsgang ist wohl als *Leydig*'scher Gang anzusehen; auffallend ist jedoch die abweichende Lagerung der vordersten isolirten Knäuel der *Leydig*'schen Drüse. Bei allen andern Haien liegen diese nemlich in der Verlängerung der Drüse; hier aber sind sie seitwärts

abgerückt (Taf. VI Fig. 5 b) und mit dem vorderen Ende des compacten Theils derselben durch eine Anzahl mehr oder minder stark gewundener Canälchen (Taf. VI Fig 5 c) verbunden, unter denen jedoch ein fast gerade verlaufender Canal nach oben in den vorhin erwähnten Ausführgang, nach unten hin in den eigentlichen *Leydig*'schen Gang übergeht. Es ist daher wohl anzunehmen, dass die eigenthümliche Trennung des Vorderendes der *Leydig*'schen Drüse in zwei ziemlich weit von einander abstehende Hälften durch eine allerdings ungewöhnliche Verschiebung ursprünglich nahe zusammenliegender Theile hervorgebracht wurde. Das Ende der gewundenen Harncanälchen, welches in den hier zwischen 0,10 und $0{,}12^{mm.}$ weiten *Leydig*'schen Gang einmündet, ist gewöhnlich etwas dünner, als das Harncanälchen selbst, nemlich $0{,}07-0{,}08^{mm.}$ Dort, wo der schmale Streifen der *Leydig*'schen Drüse in den compacten und stark gelappten Theil übergeht, fand sich, aber noch jenem angehörend, das erste *Malpighi*'sche Körperchen; es war $0{,}42^{mm.}$ gross und enthielt einen auch ohne Injection deutlich erkennbaren Glomerulus. In den Strängen, welche den seitlich abgerückten Theil mit der compacten *Leydig*'schen Drüse verbinden, finden sich nicht selten völlig gestreckte Harncanälchen eingeschaltet zwischen stark gewundenen Canälchen.

Ein erwachsenes zur Begattung reifes Männchen von $38^{ctm.}$ Rumpflänge hatte eine *Leydig*'sche Drüse von $27^{ctm.}$ Länge. Ihr fast $5^{mm.}$ breites Vorderende (Taf. V Fig. 3) war um $6^{ctm.}$ weiter nach vorn gerückt, als das Vorderende des Hodens und das gewundene vas deferens (Taf. V Fig. 3 v. d.) trat gleichfalls noch $2{,}5^{ctm.}$ über den Hoden nach vorn hinaus vor. Dem entsprechend verliefen auch die vorderen vasa efferentia sehr steil von hinten nach vorn zu. Dort, wo der Anfang des gewundenen vas efferens beginnt, ist die *Leydig*'sche Drüse etwa $9^{mm.}$ breit und diese Breite behält sie von da an beständig bis zu ihrem Uebergang in die eigentliche Niere bei. Von einzelnen am Vorderende losgelösten Lappen, wie sie beim Weibchen so stark entwickelt vorkamen, war hier nicht das Geringste zu bemerken. Dennoch ist diese Compactheit des Vorderstückes der *Leydig*'schen Drüse nur scheinbar, bedingt nemlich durch die massenhafte Entwickelung von zelligem Bindegewebe, in welchem man an hinreichend dünnen Stellen die weit auseinander gezogenen Schleifen und Windungen der Harncanälchen sieht. Es ist daher wahrscheinlich, dass auch hier die vorderen Knäuel, wie beim Weibchen, von einander getrennt sind; doch liess sich dies wegen der ungemein dicht liegenden zahlreichen Zellen des dicken Bindegewebes nicht sicher entscheiden. Die Harncanälchen hatten hier eine Weite von $0{,}10-0{,}17^{mm.}$

Acanthias vulgaris. Hier scheint in beiden Geschlechtern die *Leydig*'sche Drüse bis an's vorderste Ende ganz compact zu sein; bei dem Männchen ist sie es, wie fast überall, zweifellos, beim Weibchen doch vielleicht nur scheinbar. Es beruht nemlich bei diesem das massige Aussehen des Vorderendes der *Leydig*'schen Drüse auf der enormen Entwickelung eines zelligen Bindegewebes, welches die *Leydig*'schen Knäuel und ihre Gefässe überall umgiebt und verdeckt; die Knäuel selbst sind ziemlich klein und wie es scheint stark quergezogen, auch wohl isolirt von einander, indessen war darüber an den erwachsenen Exemplaren keine Sicherheit zu gewinnen. Bei einem Weibchen, dessen Thorax etwa 32$^{ctm.}$ Länge hatte, war die *Leydig*'sche Drüse ungefähr 9$^{ctm.}$ lang, die eigentliche Niere 22$^{ctm.}$; jene reichte mit ihrem Vorderende etwa $1^1/_2$$^{ctm.}$ über die Eileiterdrüse hinaus und sie hatte hier immer noch eine Breite von 6$^{mm.}$

Auch bei dem einzigen untersuchten Exemplar eines 17$^{ctm.}$ langen männlichen Embryo's von *Centrina Salviani* war die *Leydig*'sche Drüse bis an das vorderste Ende hin compact. Die relativen Grössenverhältnisse beider Abtheilungen gebe ich nicht an, da ich nicht weiss, ob diese auch für die alten Thiere gültig, also mit den von erwachsenen Individuen gegebenen Massen direct vergleichbar sind. Hier waren im Nebenhodentheil der *Leydig*'schen Drüse die *Malpighi*'schen Körperchen und ihre Verbindung mit den zu vasa efferentia umgewandelten Segmentalgängen ungemein deutlich; eine genauere Beschreibung des Verhaltens werde ich erst im zweiten Abschnitt geben, da ich nicht sagen kann, ob diese typisch ausgebildeten *Malpighi*'schen Körperchen nicht allmälig zurückgebildet werden, wie dies zweifellos bei vielen Formen geschieht. (Scyllium, Chiloscyllium etc.)

Bei *Spinax niger* ♀ von 12,5$^{ctm.}$ Thoraxlänge hatte die *Leydig*'sche Drüse eine Länge von 7,5$^{ctm.}$, die eigentliche Niere eine solche von 3,0$^{ctm.}$ Jene war völlig compact, ohne isolirte Lappen; der *Leydig*'sche Gang stand ziemlich weit ab von den Knäueln. Leider ist das Pigment hier so massenhaft entwickelt, dass es mir unmöglich war, z. B. zu entscheiden, ob in den Knäueln *Malpighi*'sche Körperchen vorkommen oder nicht; ebensowenig war es möglich, die Anwesenheit rudimentärer Segmentalgänge oder gar deren Zahl festzustellen. Die Harncanälchen sind hier sehr weit, nemlich 0,1—0,15$^{mm.}$

Von *Centrophorus granulosus* (Taf. VI Fig. 4) habe ich nur Männchen untersuchen können; ich kann daher auch nicht entscheiden, ob hier

beim Weibchen die vordersten Knäuel der *Leydig*'schen Drüse von einander getrennt sind (wie bei Scyllium) oder dicht aneinander gränzen (wie bei Spinax und Acanthias). Ein junges Männchen von 25ctm. Rumpflänge hatte eine 12ctm. lange *Leydig*'sche Drüse, deren vorderes Stück nur 4mm. breit war. Der *Leydig*'sche Gang war hier vorn 0,18mm., hinten 0,28mm. weit; die in ihn einmündenden Harncanälchen 0,07mm. vorn und 0,14mm. hinten. Die gewundenen Canälchen hatten vorn und hinten ungefähr die gleiche Weite von 0,07—0,10mm. Es stimmten in Bezug auf Structur und Weite der verschiedenen Canäle der hinterste Abschnitt der *Leydig*'schen Drüse und der vorderste der eigentlichen Niere ganz überein.

Bei dem einzigen in Nizza erhaltenen weiblichen *Hexanchus* war leider die *Leydig*'sche Drüse unvollständig; in der Höhe der Eischalendrüse, welche etwa der oberen Hälfte des Eierstockes entspricht, war sie noch 22mm. breit und ganz compact; darüber hinaus verlängert sie sich gewiss noch bedeutend, denn ein noch 2ctm. weiter reichendes Stück hatte noch fast die Breite von 2ctm. Der *Leydig*'sche Gang ist hinten ungemein weit; aufgeschnitten waren trotzdem nirgends, auch ganz weit vorn nicht, die Einmündungen der Harncanälchen zu entdecken. Ebensowenig konnte ich durch Präparation oder auf Durchschnitten den eigentlichen Harnleiter finden, so dass ich weder vorn noch hinten das Ende der *Leydig*'schen Drüse bestimmen konnte. Die Harncanälchen derselben haben eine Weite von 0,05—0,1mm.

Von *Squatina* habe ich ein junges Männchen von 16ctm. Thoraxlänge untersucht, das ich der grossen Freundlichkeit des jüngeren *v. Beneden* verdanke. Hier ist die segmentale Uebereinstimmung zwischen Zahl der Körpersegmente und der Niere und ihrer Längsausdehnung, die bei der ersten embryonalen Anlage aller Plagiostomen obwaltet, schärfer ausgesprochen als bei irgend einem andern erwachsenen Thier. Die *Leydig*'sche Drüse d. h. hier das Vorderende des Nebenhodens beginnt etwa 2,5ctm. vom Diaphragma; sie hat eine Länge von 7,7ctm. und entspricht in dieser Ausdehnung 18 oder 19 Wirbeln und sie geht ohne allen Gegensatz allmälig in die 3,9ctm. lange eigentliche Niere über, welche 9 Wirbeln entspricht. Hier also sind beide Abschnitte in ganz gleicher Weise gewachsen, während bei den meisten andren Plagiostomen entweder der eine oder andre Theil stärker gewachsen ist, als die entsprechenden Wirbel. Vor der *Leydig*'schen Drüse, zwischen ihr und der Tubenöffnung, liegen noch 5 oder 6 Wirbel. Histologisch stimmt sie mit der eigentlichen Niere vollständig überein; die Durchmesser der Harncanälchen sind ungemein schwankend; bis an das Vorderende hin finden sich zahlreiche *Malpighi*'sche

Körperchen mit einem Glomerulus in je einem *Leydig*'schen Knäuel. Ueber die Verbindung der vasa efferentia mit solchen *Malpighi*'schen Körperchen konnte ich keinen sichern Aufschluss gewinnen.

Bei den Plagiostomen *der zweiten Abtheilung* (ohne bleibende Segmentaltrichter) ist im Grunde das Verhältniss genau wie bei den zuerst behandelten. Nur zwischen Rochen und Haien besteht ein gewisser, aber unwesentlicher Unterschied: bei diesen geht die *Leydig*'sche Drüse ganz continuirlich in die eigentliche Niere über, bei jenen scheint sie scharf von ihr abgesetzt, auch in der Färbung verschieden zu sein, sodass sie leicht übersehen werden kann. Die Beziehung zu den Ausführgängen giebt indess leicht Aufschluss über die wirkliche Ausdehnung derselben nach hinten.

Galeus canis ♀ von 25$^{ctm.}$ Rumpflänge hatte eine Niere von 5,6$^{ctm.}$, eine *Leydig*'sche Drüse von 13,0$^{ctm.}$ Länge. Beide Abtheilungen der Urniere waren so ziemlich überall gleichbreit, etwa 7$^{mm.}$, nur das vorderste Ende der *Leydig*'schen Drüse war 5$^{mm.}$ breit. Die einzelnen *Leydig*'schen Knäuel stossen überall an einander an; ob Rudimente der Segmentalgänge vorhanden waren, liess sich nicht mehr entscheiden. Bei dem Männchen ist die *Leydig*'sche Drüse gleichfalls compact bis an das vorderste Ende hin.

Triakis semifasciata ♀ hat gleichfalls eine bis vorne hin compacte *Leydig*'sche Drüse; ihre Ausdehnung nach hinten liess sich wegen des schlechten Erhaltungszustandes nicht mehr sicher bestimmen.

Chimaera monstrosa ♀ von 19$^{ctm.}$ Thoraxlänge hat eine *Leydig*'sche Drüse von 8$^{ctm.}$ Länge. Sie ist links und rechts ungleich entwickelt. Links scheint sie sehr scharf gegen die Niere abgesetzt zu sein, rechts dagegen allmälig in dieselbe überzugehen (wie bei den Haien); dieser Anschein entsteht daher, dass links der weitaus längste vorderste Abschnitt sehr schmal ist und unvermittelt an den hinteren breiten gränzt, der dadurch den Anschein gewinnt, als sei er ein Stück der eigentlichen Niere. Es gehören hiernach mindestens 20 Segmentalorgane der *Leydig*'schen Drüse an. Sie ist in ihrem vorderen Abschnitt etwa 3—4$^{mm.}$, hinten 6$^{mm.}$ breit; ihre hinteren 3—4 Lappen stossen hart an einander an, die übrigen nach vorn zu sind deutlich von einander isolirt; sie endigt etwas vor der Eileiterdrüse. Bis an das vorderste Ende finden sich ziemlich zahlreiche *Malpighi*'sche Körperchen und, wie es scheint, meistens reitende. Von rudimentären Segmentalgängen war nichts zu sehen. Beim Männchen ist die *Leydig*'sche Drüse, wie bei allen männlichen Plagiostomen, bis an's vorderste Ende hin ganz compact.

Sphyrna zygaena. Sehr junges Weibchen von 13$^{ctm.}$ Thoraxlänge. Die *Leydig*'sche Drüse war mindestens 6,3$^{ctm.}$, die ganze Niere 11$^{ctm.}$ lang. Sie war vorn sehr dünn, hinten ebenso breit, wie das Vorderende der Niere, überall scheinbar compact. Die schlechte Erhaltung der beiden durch Salmin erhaltenen Exemplare liess keine genauere Untersuchung zu. Rudimentäre Segmentalgänge wurden auch hier nicht gefunden.

Oxyrhina glauca ♂. Gesammtlänge der Niere 25$^{ctm.}$; vordere Hälfte sehr schmal und dünn, bandförmig; hintere Hälfte ungemein rasch an Dicke zunehmend, am hintersten Ende reichlich 3$^{ctm.}$ hoch und 1$^{1}/_{2}$$^{ctm.}$ breit. Die Grenze zwischen *Leydig*'scher Drüse und eigentlicher Niere war nicht genau zu bestimmen. Ebensowenig gelang mir dies bei Prionodon glaucus ♂.

Mustelus vulgaris ♀ Erwachsenes Exemplar. Hier war die Grenze der *Leydig*'schen Drüse und Niere nicht genau festzustellen. Jene ist, wie bei Sphyrna, Galeus und Triakis bis an's vorderste Ende hin compact.

Raja clavata. Junges Weibchen von 6,5$^{ctm.}$ Thoraxlänge. Die eigentliche Niere ist ungemein breit, 3,5$^{ctm.}$ lang, also über die Mitte der Leibeshöhle nach vorn hin vorragend; sie endet nur 5$^{mm.}$ hinter der Eischalendrüse. Die *Leydig*'sche Drüse verlängert sich noch reichlich 1$^{ctm.}$ weit über das Vorderende der Eischalendrüse hinaus und ihr Ende liegt somit kaum 1$^{ctm.}$ hinter dem Herzbeutel. Die einzelnen *Leydig*'schen Knäuel[1]) sind fast durchweg von einander getrennt; nur die ersten 3 (von der eigentlichen Niere an gerechnet) legen sich dicht aneinander an, dann folgen 13 nach vorn zu allmälig kleiner werdende Knäuel und schliesslich noch 4 kurze blinde Aeste (Taf. IX Fig. 5), welche offenbar nur rudimentäre Knäuel sind. Die *Leydig*'sche Drüse besteht hier also, wenn wir die vordersten Blindsäcke mitzählen, im Ganzen aus 21 Segmentalorganen. Trotzdem entsprechen der von ihr eingenommenen Länge nur 9 Wirbel. Umgekehrt aber hat die eigentliche Niere nur 8 oder 9 Harncanälchen, also Segmentalorgane; aber sie dehnt sich in ihrer Länge über 20 Wirbel aus. Im Bereich der Leibeshöhle finden sich also auf 29 Wirbel (abgesehen von dem einen langen vordersten) 28 oder 29 Segmentalorgane. Es

---

[1]) Diese *Leydig*'schen Knäuel der männlichen Rochen sind schon von *Vogt* und *Pappenheim* (Ann. d. Sc. Nat. 4 Ser. Vol. XII. 1859 pag. 108 Taf. 2 Fig. 6, 7) gesehen und richtig als Epididymis beim Männchen gedeutet worden, bei den Weibchen thun sie derselben keine Erwähnung. *Leydig* kennt sie schon 1852 (Rochen und Haie), aber ebenfalls nur beim Männchen; er vergleicht sie einer Prostata.

muss somit, wenn ursprünglich nach *Schultz*[1]) bei den Rochen grade so wie bei den Haien Wirbel und Segmentalorgane im Embryo auch in der Lage und Ausdehnung übereinstimmen, das Wachsthum der einzelnen Abschnitte ein sehr verschiedenartiges sein. Bei den Haien erhält sich das ursprünglich embryonale Verhältniss noch am schärfsten; hier ist die *Leydig*'sche Drüse nahezu so lang, wie die sie bildende Zahl von Segmentalorganen verlangt; bei Raja dagegen wächst die eigentliche Niere weit über den ihr zukommenden Bezirk nach vorn hinaus und drängt die *Leydig*'sche Drüse sehr zurück. Das gleiche findet, wenn auch nicht so stark, bei Torpedo statt und nicht blos beim Weibchen, sondern auch beim Männchen, obgleich hier wie bei allen Plagiostomen das Vorderende der *Leydig*'schen Drüse in den Nebenhoden übergeht. Von rudimentären Segmentalgängen war keine Spur bei Raja clavata zu finden; ebenso schienen überall *Malpighi*'sche Körperchen in der *Leydig*'schen Drüse zu fehlen.

Raja batis. Junges Weibchen von 7,6$^{ctm.}$ Thoraxlänge. Die Gesammtnierenlänge ist hier 7,0$^{ctm.}$, die eigentliche Niere ist 3,6$^{ctm.}$, die *Leydig*'sche Drüse 3,4$^{ctm.}$ lang. Diese letztere ist in ihrem vorderen grössten Abschnitt 2,4 $^{ctm.}$ lang bei einer Breite von nur 1 $^{mm.}$ von vorn bis hinten; von ihr ist die hintere Abtheilung sehr scharf abgesetzt, sodass diese, wie überhaupt immer bei den Rochen, der eigentlichen Niere anzugehören scheint. Jener schmale vordere Theil besteht grösstentheils aus isolirten *Leydig*'schen Knäueln, deren ich mit Sicherheit etwa 16 und ausser diesen noch etwa 4 ganz rudimentäre zählen konnte, dann folgten 8 Knäuel, die hart an einander stiessen, obgleich sie in ihrer Breite von jenem ersten nicht abwichen; in dem hinteren compacten und rasch breit werdenden Abschnitt der *Leydig*'schen Drüse fand ich noch 5 Knäuel durch die 5 in den *Leydig*'schen Gang einmündenden Harncanälchen angedeutet. Es besteht also die *Leydig*'sche Drüse aus mindestens 33 Segmentalorganen, obgleich sie in ihrer Längsausdehnung nur 12 isolirten Wirbeln und dem hintersten Abschnitt des einen grossen Halswirbels entspricht; der letztere dehnt sich über 15 oder 16 Intermuscular-septa aus; es scheint somit die ganze *Leydig*'sche Drüse den Raum von 28 Wirbeln einzunehmen, obgleich sie aus mindestens 33 Segmentaldrüsen besteht. Umgekehrt hat die eigentliche Niere nur 10 *Leydig*'sche Knäuel, deckt aber mit ihrer Länge 18 oder 19 Wirbel. Es hat also auch hier die eigentliche Niere sich weit nach vorn über die ihr durch die Segmentalzahl bestimmte Grenze hinausgezogen, obgleich lange nicht

---

1) A. Schultz, Segmentalorgane bei Rochen. Medicinisches Centralblatt 1874 No. 51.

so weit, wie bei Raja clavata; auch hier ist somit der Beweis für ein sehr ungleiches Wachsthum der einzelnen ursprünglich ganz gleichmässig angelegten segmentirten Theile des Embryo's geliefert.

Torpedo marmorata. Erwachsenes Weibchen von 13ctm. Thoraxlänge. Die eigentliche Niere (Taf. VII Fig. 5) von 7ctm. Länge entspricht der Ausdehnung nach 16 Wirbeln, die *Leydig*'sche Drüse von 5—6ctm. Länge nur 11—12 Wirbeln. Die Zahl der Abschnitte der *Leydig*'schen Drüse liess sich nicht genau feststellen, sie bestand aus etwa 20 dicht aneinanderstossenden *Leydig*'schen Knäueln; die eigentliche Niere hatte nur 9 isolirte Harncanälchen. Es hat sich also auch hier wieder die letztere weit über den ihr eigentlich zukommenden Bezirk hinaus vorgeschoben und die ursprünglich relativ längere *Leydig*'sche Drüse verdrängt.

B. Die sogenannte Niere. Sie ist weniger mannichfaltig, wie der vordere Nierenabschnitt, den ich als *Leydig*'sche Drüse bezeichnet habe. Ihre Ausdehnung steht zu der dieser letzteren natürlich in Beziehung: wo diese lang, ist jene kurz und umgekehrt. Aber es hängt dies Verhältniss durchaus nicht ab von der Zahl der Lappen, welche den Körpersegmenten entsprechend ihr angehören; die Menge der eigentlichen Nierenlappen scheint überall geringer zu sein, als die der Abtheilungen der *Leydig*'schen Drüse, obgleich z. B. bei den Rochen die eigentliche nur aus 9 oder 10 Lappen bestehende Niere fast doppelt so lang wird, wie die mindestens 21 Lappen zählende *Leydig*'sche Drüse. Diese grossen Verschiedenheiten beruhen offenbar nur auf ungleichen Wachsthumsverhältnissen der einzelnen Glieder des Körpers und es treten diese, wie es scheint ausnahmslos, schon in einem sehr frühen Stadium des embryonalen Lebens auf. Im entwicklungsgeschichtlichen Theil komme ich auf diesen Punkt zurück. Ich stelle hier tabellarisch die absoluten Längen der Niere und *Leydig*'schen Drüse von der Mehrzahl der dieser Untersuchung zu Grunde liegenden Präparate zusammen und zwar geordnet nach dem Verhältniss beider zu einander.

Name und Geschlecht des Thieres	Rumpf-länge	A. Länge der Leydigschen Drüse	B. Länge der Niere	Verhältniss von A: B
Raja clavata ♀, jung	6,5	2,0	3,5	1: 1,75
Torpedo marmorata ♀, erwachsen	13,0	5,6	7	1: 1,4 (1,2)
Raja batis ♀, jung	7,6	3,4	3,6	1: 1,06
Sphyrna zygaena ♀, sehr jung	13,0	6,3	4,7	1: 0,75
Pristiurus melanostomus ♀, adult	12,0	5,0	4,0	1: 0,80
„ „ ♂, adult	12,0	5,5	4,0	1: 0,73
Centrophorus granulosus ♂, jung	25,0	12,0	8,0	1: 0,67
Chimaera monstrosa ♀, adult	19,0	8,0	5,0	1, 0,62
Scyllium canicula ♀, adult	13,0	6,0	3,5	1: 0,58
„ „ ♂, adult	15,0	7,0	4,0	1: 0,57
Galeus canis ♀, adult	25,0	13,0	6,5	1: 0,50
Squatina vulgaris ♂, jung	16,0	7,7	3,9	1: 0,50
Spinax niger ♀, adult	12,5	7,5	3,0	1: 0,40
Chiloscyllium plagiosum ♀, jung	7,5	4,2	1,4	1: 0,33
Scymnus lichia ♂, adult	38,0	27,0	4,0	1: 0,15

In manchen Fällen bleibt die Niere überall gleich breit (Chiloscyllium, Scyllium etc.); in anderen nimmt sie nicht unbedeutend an Breite zu (Squatina, alle Rochen); ausnahmslos aber verdickt sie sich in der dorsoventralen Richtung und zwar häufig so stark, dass sie sogar doppelt so dick oder hoch als breit wird. Mitunter lässt sie die ursprüngliche Theilung in einzelne, den Segmentalorganen entsprechende, Lappen deutlich erkennen (Taf. VI Fig. 1); gewöhnlich sind jedoch ihre einzelnen Abtheilungen so miteinander verschmolzen, dass es nicht möglich ist, die Anzahl derselben anders, als durch die Zählung der Harncanälchen, die in den Harnleiter münden, zu bestimmen. Da am hintern Ende auch in der Regel die Segmentaltrichter verschwinden, so ist auch durch diese keine Sicherheit zu gewinnen; ebensowenig geben die Wirbel bestimmten Aufschluss hierüber. Es hängt dies offenbar mit dem so sehr ungleichmässigen Wachsthum der einzelnen Segmente der Plagiostomen zusammen. Am Besten wird man noch durch die gewöhnlich zwischen je 2 Lappen der Niere in der Furche verlaufenden Ausführungsgänge geleitet; da sie sich jedoch mehrfach und mitunter ziemlich nahe am eigentlichen Harnleiter theilen, so sind auch diese nur mit Vorsicht zu benutzen, wenn es gilt, die Zahl der Segmente zu bestimmen, welche der eigentlichen Niere entsprechen. Mehr als 9 oder 10 habe ich nie gefunden; dies kommt bei Raja, Mustelus und Torpedo vor. Die geringste Zahl hat Spinax, nemlich 4 oder 5.

Die Vereinigung der eigentlichen Harnleiter mit dem *Leydig*'schen Gang und der Cloake werde ich im fünften Capitel besprechen.

Die histologische Structur der eigentlichen Niere bietet nichts Auffallendes dar: sie ist durchweg mit derjenigen des hinteren Abschnittes der *Leydig*'schen Drüse übereinstimmend. Dies kann auch nicht Wunder nehmen, wenn man bedenkt, dass beide aus derselben Anlage hervorgehen, beide eigentlich nur etwas von einander gesonderte Abtheilungen der ursprünglichen primitivsten Niere sind, welche in ihrer Totalität offenbar der Urniere der höheren Wirbelthiere zu vergleichen sein wird, dennoch aber in ihren beiden Abtheilungen diese und die bleibende Niere zugleich zu repräsentiren scheint. Auf diesen Punkt werde ich später ausführlicher zurückkommen.

C. Die Blutgefässdrüsen Leydig's oder die Nebennieren. Leydig hat zuerst (Rochen und Haie etc. p. 14 § 12, 13) die eigentlichen Nebennieren als solche erkannt und hinreichend genau beschrieben. Sie beginnen in der Leibeshöhle weit vorn mit den sogenannten Axillarherzen, welche nichts andres sind, als etwas grössere, meist längere Körper von gleichem Bau, wie sie *Leydig* hinter ihnen zu beiden Seiten der Wirbelsäule in einer Doppelreihe liegend bei Torpedo, Scyllium, Scymnus, Mustelus und Raja entdeckt hat. Ich kann dem hinzufügen, dass sie auch bei allen übrigen von mir untersuchten Gattungen vorkommen; sie ziehen ausnahmslos vorn über das vordere Ende der *Leydig*'schen Drüse hinaus und verbinden sich weiter nach hinten so mit dieser und der eigentlichen Niere, dass sie hier leicht zu übersehen sind. Chromsäure giebt indessen ein vortreffliches Mittel ab, sie kenntlich zu machen: sie werden hierin braunschwarz und nun stechen sie gegen das umgebende hellere Gewebe so scharf ab, dass man mit einem Blick ihre Anordnung (Taf. VI Fig. 3) übersieht. Soweit die Niere und die *Leydig*'sche Drüse vorhanden und gut entwickelt sind, wiederholen sie sich paarweise in jedem Segment, den einzelnen Segmentalorganen ziemlich genau entsprechend; am Vorderende der *Leydig*'schen Drüse werden sie etwas unregelmässig, bald fällt eine Nebenniere auf der einen, bald auf der anderen Seite aus; mitunter können auch einige mit einander verschmelzen und dies scheint bei den vordersten, den sogenannten Axillarherzen (s. Taf. V Fig. 3 n. r. und Taf. VI Fig. 3 ax.) ausnahmslos die Regel zu sein. Selbst in den hinteren Lappen der Niere finden sich diese Organe noch. Hier freilich gehen sie bei manchen Formen (Rochen, Chimaera, Scymnus, Acanthias, Mustelus etc.), also wahrscheinlich wohl bei den meisten Plagiostomen in einen bald weissen, bald hell- oder dunkelgelben Körper über, welcher zwischen den Enden der beiden Nieren liegend, dicht an der einfachen Caudalvene sitzt. Bei Raja batis sind statt dessen nach *Leydig* (Rochen und Haie p. 72) auch hier jederseits 4—5 vereinzelte Körper anzutreffen. Dieser

letzte Abschnitt allein wurde bisher als Nebenniere angesehen. Sie sind also fast eben so streng im Bereich der Leibeshöhle an die einzelnen Segmente des Körpers gebunden, wie die Segmentalorgane, die Spinalnerven, die Dissepimente etc. Dies steht, wie man sehen wird, durchaus in Uebereinstimmung mit den Entwickelungsverhältnissen.

Die Grösse der Nebennieren ist sehr ungleich. Bei Torpedo sind sie (nach *Leydig*) etwa 1—2mm. gross; ungefähr ebenso gross finde ich sie bei Scyllium, bei Pristiurus fast noch kleiner. Viel grösser sind sie bei Acanthias, und Hexanchus, nemlich zwischen 6—10mm. etc.; wahrhaft riesig bei Squatina, wo sie einen Durchmesser von 15mm. und mehr (bei ganz alten Individuen) erreichen können.

Aus den Angaben von *Leydig* über ihre histologische Structur und Verbindung mit anderen Organen entnehme ich folgendes, für unsere Aufgabe Wesentliche; meine eigenen Untersuchungen haben nichts Neues, abgesehen von Detailverhältnissen, die ich hier übergehen kann, hinzugefügt. Nach ihm besteht jede Nebenniere aus Läppchen, diese aus geschlossenen Blasen mit zahlreichen Kernen und (mitunter fetthaltigen) Zellen; die Läppchen liegen meist an einem Ende des Körperchens, an dem anderen findet sich ein von jenen deutlich unterscheidbares Ganglion. Dieses letztere gehört dem Grenzstrang des sympathicus an, wie *Leydig* bereits ausführlich auseinandergesetzt hat. Mit jeder Nebenniere verbinden sich ferner ein zuführendes und ein abführendes Blutgefäss und ferner je ein Nervenstrang, dessen zahlreiche Nervenfibrillen deutlich aus dem Körperchen hervorkommen. Ganz besonders betonen möchte ich jedoch ihr segmentweises Auftreten; *Leydig* hat dies bereits angedeutet, indessen für unseren Zweck nicht scharf genug hervorgehoben. Ich habe desshalb auch eine Abbildung ihrer Lagerung bei Scyllium canicula (Taf. VI Fig. 3) gegeben; man sieht hier leicht, dass sie im vorderen Abschnitt, wo sie von der rudimentären *Leydig*'schen Drüse nicht verdeckt werden, durchaus in ihren Abständen den Längen je eines Muskelsegmentes entsprechen. Ebenso deutlich ist dies bei Pristiurus melanostomus; hier liess sich die Niere leicht und fast vollständig von den über ihr dorsal liegenden Nebennieren trennen und nun fanden sich jederseits 9 Nebennieren, die alternirend je 2 Wirbeln entsprachen; es werden also jederseits ebensoviele, aber links und rechts alternirend, ausgefallen sein. Vorne ist, wie schon hervorgehoben, diese Uebereinstimmung mit der Zahl der Wirbel dadurch verwischt, dass mitunter einzelne ausfallen und die vordersten 3—4 verschmelzen, um das an der Arteria axillaris liegende früher sogenannte Axillarherz zu bilden.

Leydig's Verdienst in Bezug auf diese Organe scheint mir durch

Stannius sehr ungenügend anerkannt zu sein. Zwar sprach sich Jener in seiner Arbeit über die Rochen und Haie (p. 71, 72) entschieden gegen die Nebennierennatur der hintersten soliden gelben fettreichen Körper aus, welche am Hinterende der Nieren liegend bisher immer ausschliesslich als Nebennieren aufgefasst worden waren. Diese wohl sicherlich falsche Meinung nahm er jedoch schon 1853, zwei Jahre nach dem Erscheinen der citirten Arbeit in seinen „Anatomisch-histologischen Untersuchungen über Fische und Reptilien p. 14“ in entschiedenster Weise zurück, und ebenso entschieden stellte er sie mit den von ihm entdeckten vorderen segmentweise auftretenden Nebennieren zusammen. *Stannius* nun will diese letzteren (Vergleichende Anatomie 2. Aufl. p. 260) nicht als Nebennieren anerkennen; er sagt ausdrücklich, dass die von *Leydig* entdeckten Organe verschieden seien von den von ihm als Nebennieren gedeuteten Körpern; diese letzteren aber beschreibt er hinreichend genau, um erkennen zu können, dass die von ihm gesehenen Körper mit jenen andern identisch sind. Wäre seine Annahme richtig, so müssten die von *Leydig* untersuchten Haie eine Doppelreihe von solchen Körpern enthalten — einmal die *Leydig*'schen, welche er als Glandulae mediastinae posteriores auffasst, und die *Stannius*'schen, welche die eigentlichen Nebennieren sein sollen. Das ist aber so wenig bei Acanthias, wie bei Mustelus, Raja, Scymnus, Pristiurus etc. der Fall: überall giebt es nur eine Reihe solcher Körper, welche ausnahmslos mit den Axillarherzen beginnen, sich in der Mitte des Körpers hart an die Knäuel der Niere anlegen oder selbst in diese eindringen und hinten, wo die beiden Cardinalvenen zu der einen in der Mittellinie liegenden (mitunter auch seitlich abgerückten) Caudalvene verschmelzen, in den schwefelgelben soliden über mehrere Segmente sich erstreckenden Körper übergehen. *Stannius*' Darstellung ist also, obwohl später als die *Leydig*'sche erschienen, doch nur als ein Rückschritt zu bezeichnen.

§ 4. Die Genitalfalten und die Keimdrüsen.

Die Geschlechtsfalten entstehen ausnahmslos zwischen den Segmentaltrichtern und dem Mesenterium als zwei sagittal von vorn nach hinten verlaufende Duplicaturen des Peritoneum; sie sind bald sehr kurz (Acanthias, Centrophorus, Raja, etc.) bald sehr lang (Scymnus) oder gar bis an's hinterste Ende der Leibeshöhle zu verfolgen (Hexanchus, Galeus, Carcharias etc). Im letzteren Falle verschmelzen sie häufig mit dem Mesenterium, so z. B. bei Galeus, Oxyrhina, Carcharias etc., und dann erscheinen sie fast als Anhängsel des letzteren. Die Keimdrüsen entwickeln sich immer nur im vorderen Theile derselben; ihr hinteres Ende reicht beim

Männchen oft weit über die Mitte hinaus in Folge des nach hinten gerichteten Wachsthums der Hoden. Bei Centrophorus und Scymnus liegen die Hoden weiter nach hinten als gewöhnlich, sodass sie ungefähr die Mitte des Körpers einnehmen. Das Hinterende der Leibeshöhle erreichen die Keimdrüsen indessen niemals. Bei vielen Arten geht der hintere Abschnitt der Genitalfalte schon frühzeitig zu Grunde — wenn er überhaupt angelegt wird — (Acanthias, Spinax, Rochen etc.); bei andern bleibt er als einfache Genitalfalte bestehen, so bei Hexanchus; bei noch anderen entwickelt er sich in beiden Geschlechtern zu dem von *J. Müller* sogenannten epigonalen Organ. Es beruht das Auftreten desselben nur auf einer colossalen Vermehrung der Stromazellen des hinteren Abschnittes der Genitalfalte; eine mitunter ebenso starke Zunahme derselben findet ausnahmslos im vorderen Abschnitt der Genitalfalte statt, wo sie bisher immer als zum Eierstock oder Hoden gehörig angesehen wurden.

A. Die Genitalfalten und das epigonale Organ. Jede Genitalfalte hat 2 Flächen — eine innere dem Mesenterium zugewandte, eine äussere gegen die Niere zu gerichtete — und 2 Kanten — eine freie ventrale und eine dorsale Insertionskante. Hinten wie vorne verläuft sie ursprünglich ganz allmälig; durch ungleiches Wachsthum bilden sich oft auch Vorderränder und freie Hinterränder einzelner Abschnitte aus. Gewöhnlich sind beide Genitalfalten von einander getrennt; sie verwachsen jedoch in der Mitte miteinander, wenn sie, wie bei Galeus, Oxyrhina, Mustelus und Carcharias auf das Mesenterium hinauf rücken. Ein Durchschnitt zeigt (Taf. VIII Fig. 14, 15) dieses dann durch die scheinbar einfache Genitalfalte unterbrochen.

Die histologische Structur ist, wenn wir von den Keimdrüsen absehen, sehr einfach. Die äussere und innere Fläche wird von einem meist einschichtigen niedrigen wimperlosen Epithel gebildet, welches nur in einer bestimmten Zone der äusseren Fläche höher und mitunter geschichtet wird. Träger dieses Epithels ist aussen wie innen eine sehr verschieden dicke Schicht von fibrillärem Bindegewebe, dessen Bündel sich bei den grossen Formen (Hexanchus) in dreifach verschiedener Richtung ordnen. Mitten zwischen diesen beiden Lamellen liegt ein zelliges Stroma, welches namentlich ungemein zahlreiche — wohl zum Lymphgefässsystem gehörige — Canäle und Lacunen enthält. Durchzogen wird dieses zellige Stroma dann noch von Bindegewebsfaserzügen nach den verschiedensten Richtungen hin; diese sind meistens Träger der Blutgefässe, welche man bei Färbung mit Haematoxylin sehr leicht an ihren typisch gelagerten Muskelkernschichten erkennt.

Die erst bei ziemlich grossen Thieren eintretende Volumenzunahme der Genitalfalte beruht fast allein auf der massenhaften Vermehrung der Stromazellen. Je nachdem eine solche nun ausschliesslich im Bereiche der sich ausbildenden Keimdrüse eintritt oder weiter nach hinten oder der ganzen Länge der Genitalfalte nach: fehlt auch das epigonale Organ gänzlich (Rochen, Acanthias, Scymnus etc.) oder ist in Spuren vorhanden (Pristiurus, Hexanchus) oder vollständig entwickelt (Mustelus, Galeus etc.). *Müller* hat bekanntlich dies epigonale Organ scharf vom Eierstock und Hoden getrennt, obgleich er darauf aufmerksam macht, dass es namentlich leicht mit letzterem zu verwechseln sei. Dies scheint *Bruch* bei Sphyrna begegnet zu sein, dessen Hoden nach ihm bis an das Hinterende der Leibeshöhle gehen soll, was aber sicherlich falsch ist. Wenn man als Eierstock oder Hoden nur die eigentlich keimbereitenden Theile ansehen will, dann hat natürlich das epigonale Organ nichts mit ihnen zu thun. Aber dann darf man auch das Stroma des Ovar's oder Hoden's nicht mit zu ihnen rechnen. Eine Gränze zwischen diesen und dem epigonalen Organ ist eben nirgends zu finden. Das Stroma des Ovariums oder Hodens geht bei allen Arten mit epigonalem Organ ohne die mindeste Unterbrechung in das des letzteren über; ebensowenig findet auch nur die geringste Veränderung seiner Structur statt. Der einzige scharfe Unterschied besteht eben darin, dass die Keimdrüsen sich immer nur am Vorderende der Genitalfalte in das Stroma hinein einsenken. Man kann indessen den von *Müller* gegebenen Namen recht wohl beibehalten, da dadurch ein immerhin auffallendes Stadium in der Ausbildung des hinteren Abschnittes der Genitalfalte scharf bezeichnet wird; es ist dies um so mehr geboten, als diese letztere mitunter als solche — d. h. also ohne Verdickung durch die Stromazellen — bis hinten zum Enddarm (Hexanchus) bestehen bleibt. Als ein besonderes morphologisch vom vorderen (Keimdrüsen) Abschnitt derselben zu trennendes Glied kann es indessen nicht angesehen werden.

Auffallend war mir anfangs die Thatsache, dass alle mit offenen Segmentaltrichtern versehene Plagiostomen eines gut ausgebildeten epigonalen Organs entbehren. Durchgreifend ist indessen diese Parallele doch nicht. Einmal fehlt den Rochen dasselbe, obgleich sie keine Trichter besitzen; zweitens haben Pristiurus (Taf. IX Fig. 2) und Scyllium ein wenngleich nur schwach entwickeltes epigonales Organ, aber auch deutliche Segmentaltrichterreihen. In der beifolgenden Tabelle habe ich über das gegenseitige Ausschliessen oder Zusammenvorkommen alles von mir Beobachtete zur bequemeren Uebersicht zusammengestellt. *J. Müller* giebt an (Abh. d. Berl. Acad. 1843 p. 131), dass er das epigonale Organ nur

bei den mit einer Nickhaut versehenen Haien gefunden habe. Dies kann nur daran gelegen haben, dass er zufällig nur solche untersucht hat; denn Oxyrhina hat keine Nickhaut, aber trotzdem ein wohl entwickeltes epigonales Organ. Auch dieser Parallelismus ist somit nicht durchgreifend.

Name.	Epigonales Organ		Segmentaltrichter	
	vorhanden	fehlend	vorhanden	fehlend
Triakis semifasciata ♀	+ sehr stark und lang	—	—	+
Rhinobatus granulatus ♂	+ sehr stark und lang	—	—	+
Mustelus vulgaris ♂ u. ♀	+ sehr stark und lang	—	—	+
Galeus canis ♂ u. ♀	+ sehr stark und lang	—	—	+
Carcharias (Prionodon) glaucus ♂	+ sehr stark und lang	—	—	+
Oxyrhina glauca ♂	+ sehr stark und lang	—	—	+
Sphyrna zygaena ♂ u. ♀	+ sehr stark und lang	—	—	+
Chimaera monstrosa ♀ ♂	—	fehlend	—	+
Torpedo marmorata, maculata	—	fehlend	—	+
Raja batis, clavata	—	fehlend	—	+
Temera Hardwickii	—	fehlend	—	+
Pristiurus melanostomus	schwach entwickelt	—	+	—
Spinax niger	schwach entwickelt	—	+	—
Scymnus lichia	—	fehlend	+	—
Centrophorus granulosus	—	fehlend	+	—
Hexanchus griseus	—	fehlend	+	—
Centrina Salviani	—	fehlend	+	—
Acanthias vulgaris	—	fehlend	+	—
Cestracion Philippii	—	fehlend	+	—
Squatina vulgaris	—	fehlend	+	—
Scyllium canicula	—	fehlend	+	—
Chiloscyllium plagiosum	—	fehlend	+	—

In dem Epigonaltheil der Genitalfalte liegen die Stromazellen meist ganz dicht beisammen, während sie im Keimdrüsentheil namentlich zur Zeit der Geschlechtsreife häufig durch grosse Hohlräume (Lymphräume) von einander in Blättern oder Strängen getrennt sind. Dies ist namentlich bei Hexanchus (Taf. VIII Fig. 2) und Acanthias vulgaris (Taf. IX Fig. 4) auch schon vor der Brunstzeit deutlich. Diese grossen Lymphräume sowie die kleineren Canäle zeigen ein eigenthümliches Verhalten. Während die

Gefässe — arterielle wie venöse — überall in der Genitalfalte äusserst leicht an ihren nie fehlenden Muskelschichten zu erkennen sind, haben jene niemals eine besondere Wandung; es begränzen vielmehr die Stromazellen die Höhlungen der Canäle oder Lacunen direct und nie bildet sich um die innere, meist etwas abgeplattete Zellenlage eine Schicht von Muskelfasern herum. Sie erscheinen somit nur als Hohlräume, welche direct in die Substanz des Stroma's eingegraben sind. Es sind dieselben ferner nie so cylindrisch, wie die Blutgefässe, vielmehr ganz unregelmässig von Gestalt; auch ihre Wandung ist nie gleichmässig glatt, sondern oft stark buckelig durch unregelmässig in das Lumen vorspringende Zellgruppen oder einzelne Zellen. Dann haften den Wänden bald hier, bald da verschieden grosse Mengen von Zellen an, welche in theilweiser Umwandlung begriffen zu sein scheinen, und endlich liegen häufig mitten in einem stark entwickelten körnigen Gerinnsel neben körnigen Zellen auch solche, welche klare Bläschen mit deutlicher Wandung und grossem Kern sind, und die sich mitunter schon durch ihre Gestalt und Farbe als echte Blutkörperchen zu erkennen geben. Diese letzteren können nie täuschen. Wendet man zur Färbung der Schnitte Hämatoxylin an — wie ich es meistens thue — so bewahren die echten Blutzellen immer ihre gelbe Farbe, ja diese wird sogar etwas intensiver, während der Kern sich meist deutlich blau färbt. Dadurch sind selbst in den jüngsten Embryonalstadien die Zelleninseln im Mesoderm, welche zu Blutkörperchen werden, ungemein leicht von den zu Muskeln oder Bindegewebe sich umbildenden zu unterscheiden. Das hier beschriebene Verhalten scheint mir nur eine Deutung zu gestatten, die ich jedoch einstweilen nur als Hypothese hinstellen kann: das zellige Stroma der Genitalfalte scheint in beiden Abschnitten der letzteren als eine Lymphdrüse angesehen werden zu müssen, deren Zellen in das Lumen der Lymphräume fallend sich zu echten Blutkörperchen umbilden. Es mag diese Andeutung hier genügen; ihr jetzt schon nachzugehen, verbietet das eigentliche Ziel dieser Untersuchung.

Die Stromazellen sind bei den verschiedensten Plagiostomen doch sehr gleichartig; ebenso zeigen sie keine Unterschiede je nach dem Orte ihres Vorkommens. Es sind membranlose in einem feinen kernhaltigen Reticulum liegende Zellen von ziemlich gleichmässiger Grösse, aber sehr verschiedener Gestalt. Sie sind bald spindelförmig, bald rundlich oder polyedrisch; ihre Form scheint wesentlich bedingt zu sein durch die Art ihrer Lagerung. In den zwischen den Lymphgängen verlaufenden Strängen oder Membranen sind sie meist rundlich; polyedrisch in dem mehr massiven epigonalen Theil der Genitalfalte; plattgedrückt oder spindelförmig dicht unter den äusseren Bindegewebslamellen der Genitalfalte oder da, wo sie

durch Einwuchern anderer Elemente zur Seite gedrängt werden. Bei Acanthias schwankt ihre Grösse zwischen 0,01 und 0,016$^{mm.}$, bei Mustelus zwischen 0,012 u. 0,015$^{mm.}$, bei Raja zwischen 0,01 u. 0,013 $^{mm.}$ etc.

B. Der Eierstock. Der typische Bau des Eierstocks ist am Besten an ziemlich ausgewachsenen, aber doch noch nicht begattungsreifen Weibchen zu untersuchen. Es bleiben nemlich die Eier in ihm sehr lange klein; erst kurz vor der Begattungszeit schwellen die wenigen reif werdenden Eier so sehr an, dass dadurch das Aussehen des Eierstocks wie der Genitalfalte völlig verändert wird. Gleichzeitig damit schwellen Eileiter und Eileiterdrüsen an, das Mesovarium zieht sich ungemein weit ab von der Nierenfläche und wird eine breite Membran, ja selbst die Ausführgänge der Niere werden mitunter vollständig verändert. Hierauf komme ich unten wieder zurück.

Ursprünglich ist in dem Auftreten der beiden Genitalfalten bei dem Embryo aller Plagiostomen die Möglichkeit gegeben, dass sich überall zwei Eierstöcke entwickeln; bei einigen Gattungen jedoch gelangt, wie seit *Monro* und *Müller* bekannt, nur der eine zur Ausbildung (Scyllium, Pristiurus, Carcharias, Galeus, Mustelus, Sphyrna); es scheint dann ausnahmslos der linke zu sein, welcher verkümmert. Die Ursachen, welche dieses Vorwiegen der einen Geschlechtsfalte in Bezug auf ihre volle Ausbildungsfähigkeit bedingen mögen, können keinesfalls dieselben sein, wie man sie — wohl etwas voreilig — bei den Reptilien und reptilien-ähnlichen Amphibien in einem rein mechanischen Einfluss der Längsstreckung des Körpers auf die Symmetrie der Organe sucht. Denn es findet die einseitige Ausbildung des Ovariums durchaus nicht vorzugsweise in den besonders langgestreckten Haien statt; und die innern Organe sind überall so gleichmässig entwickelt und gelagert, dass auch ihnen keine besondere Einwirkung zugeschrieben werden kann. Die gleiche Umbildung müsste dann auch wohl den Hoden treffen; aber dieser ist immer doppelt und kommt überall zur vollen Entwicklung. Ausserdem ist die Verkümmerung gar nicht einmal eine so vollständige, als es nach den kurzen Bemerkungen *Müller's* hierüber scheinen könnte.

Es steht allerdings zweifellos fest, dass sich bei den oben genannten Gattungen reife befruchtungsfähige Eier nur in dem rechten Eierstocke ausbilden; nichts desto weniger ist der linke auch vorhanden, obgleich seine Eier in ihrer Ausbildung nie über eine gewisse, ich möchte sagen embryonale Grösse hinauskommen. Diesen rudimentären linken Eierstock habe ich bei Mustelus- und Galeus-Weibchen genau an der ihm zukommenden vorderen Abtheilung der linken Genitalfalte und in ganz typischer

Ausbildung gefunden. Bei diesen Gattungen setzt sich das linke epigonale Organ (s. Taf. VIII Fig, 10—13) links vom Mesenterium ebenso hoch hinauf bis an den Schlund hin fort, wie es die rechte den ausgebildeten Eierstock tragende Genitalfalte thut; es wird hier direct zur Genitalfalte und sein Stroma geht ohne irgend welchen Gegensatz in das der letzteren über. Diese zeigt, wie immer, zwei breite Flächen und einen freien ventralen Rand. Der letztere aber ist nicht scharf, sondern der Ausdehnung der Genitalzone an der rechten Falte entsprechend, schwielig verdickt. Auf Durchschnitten dieser verdickten Kante erkennt man schon bei schwacher Vergrösserung (Taf. VIII Fig. 10—13) die schönsten Eifollikel in den verschiedensten Stadien der Ausbildung. Ausnahmslos von der äusseren Fläche der Randschwiele aus senkt sich das hier cylindrische Keimepithel in schief gestellten Zügen in das Stroma derselben ein, sodass man auf senkrecht geführten Querschnitten nie einen ganzen Follikelstiel zu sehen bekommt; dieser wird nur da deutlich, wo er tangential getroffen wird. Auch von der Fläche lassen sich diese schräg gestellten Follikeleinsenkungen schon deutlich erkennen, und diese Bilder combinirt mit denen des Querschnitts lassen keinen Zweifel darüber zu, dass echte Eifollikel bald am Grunde einer solchen Einsenkung liegen, bald ihr seitlich ansitzen (Taf. VIII Fig. 10, 12). Die Eizellen haben ganz das typische Aussehen von solchen, sie liegen in einem deutlich aus grossen Cylinderzellen gebildeten Follikel (Taf. VIII Fig. 13); nur gegen das Epithel hin stösst sie mitunter direct, nur durch eine feine Haut von ihm getrennt, an den ziemlich kurzen aus abgeplatteten Epithelzellen gebildeten Follikelstiel, der ohne Weiteres in das eigentliche Keimepithel der äusseren Fläche übergeht. Das Bild (Taf. VIII Fig. 10, 13), mit der Camera nach einem in Canadabalsam aufbewahrten Präparat gemacht, entspricht genau dem Eibildungsstadium, welches *Ludwig* in seiner bekannten Arbeit vom Rochen[1]) (Raja clavata) abgebildet hat. Die grössten beobachteten in Follikeln eingeschlossenen Eizellen des rudimentären Eierstocks eines fast ausgewachsenen Galeus waren 0,14$^{mm.}$ im Durchmesser, die grössten Eier aus dem rechten wahren Eierstock desselben Thieres 0,36$^{mm.}$ gross.

Es ist hiernach die Ausbildung der rudimentären Ovarien beim Weibchen weit über das erste embryonale Mass hinaus gediehen; es fehlt hier im Grunde zur Ausbildung eines echten Eierstocks nur der Anstoss zum

---

[1]) *Ludwig*, Ueber die Eibildung im Thierreiche. Arbeiten a. d. zoologisch-zootomischen Institut zu Würzburg. Bd. I Taf. 15.

weiteren Wachsthum der vollständig angelegten im Stroma eingebetteten und mit ihren Follikeln versehenen Eier. Trotzdem tritt die volle Ausbildung immer nur auf der rechten Seite ein; wenigstens hat man bisher noch niemals einen linken ausgebildeten Eierstock, rechts aber einen verkümmerten gefunden. So interessant es nun auch sein würde, die Ursachen dieser merkwürdig spät eintretenden Rückbildung zu erforschen, so wenig Aussicht haben wir einstweilen auf ein Verständniss dieser Erscheinung; eine leichtfertige Hypothese aufzustellen, ist aber nicht nach meinem Geschmack.

Der histologische Bau des vorderen Theiles der Genitalfalte, in welchem sich der nicht verkümmerte Eierstock entweder nur rechts (Mustelus etc.) oder an beiden Seiten (Acanthias, Raja, Hexanchus etc.) entwickelt, ist im Allgemeinen ziemlich einfach. Er sitzt mit einer meist dünnen Basis, welche seinen dorsalen Rand bildet, neben dem Mesenterium an, oder mitunter diesem direct auf (Galeus etc.), hat eine innere und eine äussere Fläche und einen bei unentwickelten Eierstöcken ziemlich scharfen, freien, ventralen Rand, welcher sich oben an dem Schlund hinaufzieht, unten in den freien Rand des epigonalen Organs oder der einfachen Falte (bei Hexanchus) übergeht. Jede Falte hat 2 bindegewebige äussere Lamellen, welche das einfache cylindrische Keimepithel tragen und zwischen sich die Gefässe, Hohlräume, Nerven und Zellen des Stroma's nehmen. In dieses wuchern die Eierstocksfollikel hinein. Die letzteren entwickeln sich fast nur an der äusseren, dem Eileiter zugewendeten Fläche und bilden hier eine mehr oder minder scharf begrenzte Zone, die *Eierstockszone*, welche nie die ganze Fläche der Eierstocksfalte einnimmt. Bei halberwachsenen Thieren ist dies Verhältniss am Besten zu übersehen. Bei geschlechtsreifen Pristiurus melanostomus ist die Eierstockszone sehr breit (Taf. IX Fig. 2), sodass sie dorsal nur eine schmale Randzone an der Basis der Genitalfalte frei lässt; bei nicht geschlechtsreifen Mustelus (Taf. IX Fig. 3) nimmt sie etwa ein Dritttheil ihrer Breite ein, bei Acanthias wieder etwas weniger; bei den Rochen (Taf. IX Fig. 7 von Raja clavata) ist sie noch viel kleiner, während die Genitalfalte selbst ungemein gross geworden ist. Bei den meisten Haien ist diese Eierstockszone ringsum durch eine Furche (Taf. VIII Fig. 15 von Galeus) oder eine kurze Falte von der übrigen Fläche des Mesovariums getrennt, bei manchen Rochen aber geht die Eierstockszone überall ohne Absatz in sie über. Bei Torpedo marmorata nimmt sie höchstens den 5ten bis 6ten Theil der Oberfläche der ungemein platten Ovarialfalte ein, bei Raja clavata ungefähr ebensoviel; bei beiden ist sie in keiner Weise durch eine Furche oder Falte abgesetzt. Dennoch ist die Zone, welche sie einnimmt, auch

hier ebenso scharf bestimmt, wie bei den Haien. Nur bei Raja batis ist eine schwache Umrandung der ebenfalls sehr kleinen Eierstockszone vorhanden. Zur Zeit der Geschlechtsreife wird durch die enorme und ungleiche Ausdehnung in Folge des Wachsthums einiger weniger Eier der ganze Eierstock traubig; das Stroma und die unentwickelten Follikel werden für das Auge fast völlig verdrängt und die vorher so scharf abgesetzte Eierstockszone ist dann gar nicht mehr zu erkennen. Auf diese Unterschiede haben bereits *Bruch* und frühere Beobachter hingewiesen.

Auf Durchschnitten der Eierstocksfalte sieht man, dass bei nicht geschlechtsreifen Thieren (Taf. VIII Fig. 15; Taf. IX Fig. 4) die Follikel nur bis in eine gewisse Tiefe des Stroma's eindringen; bei Hexanchus (Taf. VIII Fig. 2) liegen sie sehr oberflächlich, bei Acanthias (Taf. IX Fig. 4) dringen sie etwas tiefer ein, bis fast zur Mitte; bei Rochen liegen sie in der oberflächlichsten Randschicht. Natürlich ändert sich dies Verhältniss gleichfalls bedeutend, wenn die Eier erst ihre volle Ausbildung erlangt haben.

Durch *Ludwig* wurde zuerst nachgewiesen, dass die eigentlichen Eierstocksfollikel sich durch Einstülpung vom Epithel der äusseren Fläche der Genitalfalte her bilden, und dass sie (bei Acanthias und Raja) isolirt von einander entstehen. Bei der geringen Zahl von Arten indessen, welche *Ludwig* auf die Eibildung untersuchen konnte, bleibt die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass bei anderen Formen auch eine Proliferation der schon in das Stroma eingetretenen Follikel stattfinde, wie solche wohl bei den höheren Wirbelthieren Regel zu sein scheint. Wenigstens kann ich eine Anzahl Bilder, welche ich bisher erhalten habe, kaum anders deuten; nicht selten sieht man ganz kleine Eier tief im Stroma liegend, ohne den Stiel finden zu können, welcher vom Epithel her gegen jenes zutretend so schön, namentlich bei Raja, zu erkennen ist und sicherlich nur ein Rest der ursprünglichen Einsenkung ist, wie *Ludwig* überzeugend nachgewiesen hat. Ich verfolge diesen Punkt jedoch nicht weiter, da er für den hier zu behandelnden Gegenstand von keinem wesentlichen Interesse ist.

In Bezug auf das Stroma, dessen Gefässe und Lymphräume ist nur das zu wiederholen, was ich oben ganz allgemein bei Besprechung des Baues der Genitalfalte gesagt habe.

In der Basis der Eierstocksfalte des Weibchens kommen mitunter eigenthümliche Cysten vor, welche von einem sehr schönen und wie es scheint wimpernden Cylinderepithel ausgekleidet sind, so z. B. bei Galeus (Taf. IX Fig. 6). Bei Acanthias konnte ich das Epithel nicht deutlich

erkennen; vielleicht war hieran der wenig gute Erhaltungszustand des hierauf untersuchten Exemplars schuld. Das Epithel der Blasen bei Galeus ist dem der Segmentalgänge des Männchens durchaus ähnlich und es liegt nahe, sie als Rudimente derselben aufzufassen. Wären sie dies nicht, so müssten es Neubildungen, aus dem zelligen Stroma der Genitalfalte hervorgegangen, sein. Für diese Annahme liegt jedoch gar kein Anhaltspunct vor: denn wenn sich die Stromazellen gruppiren, wie das mitunter bei starker Ausbildung der Lymphgefässe (Acanthias) geschieht, so bilden sie doch niemals ein Epithel um Höhlungen oder Canäle herum. Eine weitere Stütze findet die hier versuchte Deutung solcher unregelmässig gelagerten Cysten als einfachster Rudimente der Segmentalgänge in der eben schon mitgetheilten Thatsache, dass sich bei Scyllium und Chiloscyllium die vordersten Segmentalgänge von der Niere abgelöst und sich in ihrer ursprünglichen Lagerung erhalten haben. Bedenkt man, dass sich beim Männchen immer, beim Weibchen mitunter (z. B. Acanthias, Squatina etc.) die Segmentalgänge in die Genitalfalte hineinziehen, hier oft seitliche Sprossen treiben (s. Taf. V Fig. 9, 10), welche hohl sein können, so dürfte die oben gemachte Annahme nicht so auffällig erscheinen. Endlich liefert — wie gleich gezeigt werden soll — Hexanchus ein Beispiel des anderen Extrems; hier hat sich durch Ausbildung der Segmentalgänge zwischen Niere und Eierstock sowohl im Mesovarium ein Homologon des rete vasculosum beim Männchen, wie auch an der Basis der Eierstocksfalte eine Reihe eigenthümlicher Körper ausgebildet, die ich als rudimentäre Hoden auffassen muss. Diese Rudimente der männlichen Anlagen im weiblichen Geschlecht sind von grösster Bedeutung für die Morphologie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere; wir werden später sehen, dass sich ihnen weibliche Rudimente bei Männchen wenngleich weniger prägnant und weit ausgebildet an die Seite stellen.

Sehr viel complicirter, als bei den schon behandelten Gattungen ist der Bau der Eierstocksfalte bei *Hexanchus*. Die hier zu schildernden Verhältnisse sind so eigenthümlich, dass ich schon daran gedacht habe sie als pathologische anzusehen; andrerseits kann ich sie doch wieder nicht dafür halten, weil sie sich an andre normale Verhältnisse auf's Engste anschliessen und in ihrem abweichenden Verhalten geeignet erscheinen, ein Verständniss für jene anzubahnen. Durch rein pathologische Producte aber (z. B. Cretinen) hat man bisher den normalen Entwickelungsgang thierischer Organisation in keiner Weise zu erklären vermocht.

Es gränzt sich bei *Hexanchus* schon äusserlich am Eierstock (s. Taf. VIII Fig. 1 oz, tz) die eigentliche scheinbar durchlöcherte Eier-

stockszone, welche bis an den ventralen Rand der Genitalfalte geht, von einer mehr glatten hie und da in flachen Wulsten sich erhebenden Fläche ab (Taf. VIII Fig. 1 tz), welche die Wurzel des vorderen Abschnittes des Eierstocks einnimmt. Fasst man an dieser wulstigen Stelle die Genitalfalte zwischen die Finger, so fühlt man, dass innerhalb der beiden Lamellen derselben verschieden grosse ziemlich feste rundliche Körper hin und herzuschieben sind. Präparirt man die eine (äussere) Lamelle ab, so erkennt man, dass diese rundlich platt gedrückten Körper, deren grösster 4$^{ctm.}$, deren kleinster 1$^{ctm.}$ lang war, in einem sehr lockeren maschigen Gewebe eingebettet sind und untereinander in gar keinem Zusammenhange stehen. Ein Querschnitt durch die ganze Genitalfalte (Taf. VIII Fig. 2 t) zeigt, dass sie gänzlich getrennt sind von der Eierstockszone, dorsal, medial und ventral nur lose im umgebenden Stroma hängen, aber mit der äusseren Fläche der Genitalfalte fest verwachsen sind.

Man sieht ferner (Taf. VIII Fig. 3 ag, x), dass hier das Bindegewebe der äusseren Lamelle in mehr oder minder breiten Zügen in das Gewebe jener bohnenförmigen Körper hineintritt, während auf allen übrigen Seiten die umgebenden Gewebe nur locker mit jenen problematischen Körpern verbunden sind. Die Zahl dieser letzteren war bei beiden Eierstöcken (der rechten und linken Seite) ungleich. Links war der Eierstock 19,0$^{ctm.}$, lang bei einer grössten Breite von 3,5$^{ctm.}$; an seiner Innenseite verlief, dicht neben dem Vorderende des Ovariums beginnend, die Zone der problematischen Körper als 8,5$^{ctm.}$ langer und 2$^{ctm.}$ breiter wulstiger Streif; dieser wurde gebildet durch 5 rundlich platte gänzlich von einander isolirte compacte Körper, deren grösster vorn lag, während der kleinste mehr rundliche mehr in den eigentlichen Eierstock hinein geschoben war. Rechts war das Ovarium 19$^{ctm.}$ lang, die Zone der problematischen Organe aber 11$^{ctm.}$ lang und zusammengesetzt aus 7 isolirten und einem sehr kleinen an die Basis des Mesovariums hinaufgerückten Knollen.

Es sind nun diese beiderseits vorhandenen, aber doch ziemlich ungleich ausgebildeten Körper an der Basis des Ovariums in der That nur rudimentäre, nicht zur vollen Entwickelung gekommene Hoden. Der Beweis hierfür ist allerdings erst später zu bringen; ich brauche dazu jedoch die sorgfältige Beschreibung des histologischen Baues dieser Knollen und ihres eigenthümlichen Zusammenhanges mit anderen leicht deutbaren Theilen. Zuvor sind noch diese letzteren zu beschreiben.

Die äussere Lamelle des Mesovariums, welches zwischen der schon erwähnten Zone rudimentärer Hoden und dem innern Rande des Eileiters

eine mittlere Breite von $6^{ctm.}$ hat, lässt sich leicht von der inneren abpräpariren; dadurch wird ein sehr reiches Netz (Taf. VIII Fig. 1) von Canälen blosgelegt, welches der grössten Masse nach — wie die Untersuchung durch Querschnitte zeigt — aus oft sehr dicken Blutgefässen besteht. Selbst die feinsten Gefässe sind bei Hämatoxylinfärbung leicht an den länglichen Kernen ihrer beiden ganz typisch ausgebildeten Muskelschichten zu erkennen. Am Vorderrande des Mesovariums (Taf. VIII Fig. 1 mso) liess sich dies Netz nicht frei präpariren wegen der ungemein festen Maschen und des festen Zusammenhanges mit dem umgebenden Bindegewebe; weiter nach hinten werden die Maschen grösser und bald sehr gross, dann auch treten einige vom Eileiter bis zur Eierstockszone verlaufende und an dem Rande dieser sich büschelweise auflösende Gefässe auf; noch weiter nach hinten sieht man 3 in ziemlich gleichem Abstande stehende gänzlich von einander getrennte Gefässe. Diese haben einen Verlauf, wie er sonst den Segmentalgängen zukommt, sind indessen wirkliche Blutgefässe. Ganz ebenso verlaufende Blutgefässe finden sich nun ausnahmslos bei allen Haien und Embryonen neben den unzweifelhaften Segmentalgängen; die Annahme lag daher nahe, dass sie auch hier vielleicht die Begleiter von solchen seien. In der That zeigte sich, dass in dem Mesovarium bald weite platte Hohlräume, bald enge Canäle (Taf. VIII Fig. 9) von der Mitte des Mesovariums in gleicher Richtung von dem inneren Nierenrand her und der äusseren Lamelle dicht anliegend gegen die Eierstockszone hinzogen. Ihre Zahl liess sich nicht mehr mit Sicherheit feststellen; noch ganz am Vorderrand der Genitalfalte fand ich einen solchen, welcher in allen Schnitten nahezu an derselben Stelle angetroffen wurde und ohne sich zu theilen bis nahe an die Zone der rudimentären Hoden herantrat. Sein Epithel war deutlich cylindrisch, hoch; die Kerne der Zellen oval und von genau dem Aussehen und Lagerung, wie in den echten Segmentalgängen; endlich war es ein deutliches Wimperepithel. Eine Verwechselung mit Gefässen oder Lymphgefässen ist daher ganz unmöglich; diese haben, wie schon erwähnt, in der Genitalfalte niemals ein Epithel oder besondere Wände und jene zeigen ausnahmslos eine dicke leicht kenntliche Muskelschicht. Die Annahme aber, dass es Neubildungen und nicht die hier bestehen gebliebenen Segmentalgänge seien, wird einmal widerlegt durch die schon mitgetheilte Thatsache, dass diese mitunter deutlich als solche erkennbar (Scyllium, Chiloscyllium s. Taf. V Fig. 4, Fig. 2, Fig. 1) auch in anderen Gattungen bestehen bleiben, zweitens aber durch die nun zu liefernde Beschreibung ihrer Verbindung mit den rudimentären Hoden.

Dicht an der Zone dieser letzteren beginnen nemlich die oben er-

wähnten Segmentalgänge des Mesovariums sich aufzulösen in ein sehr unregelmässiges häufig mit Blindsäcken besetztes Netz von Canälen, welches als ungemein dichtes Geflecht namentlich am Vorderrande der Genitalfalte an die obere abgerundete Kante der Hodenknollen herantritt. Es zeigt hier einige erwähnenswerthe Eigenthümlichkeiten. In dem lockeren Bindegewebe finden sich theils sehr lange dünne Canäle, theils weitere kürzere; beide können sich verzweigen und verbinden uud ihr wimperndes Cylinderepithel ist durchaus ähnlich. Mitten zwischen diesem Canalnetz (Taf. VIII Fig. 4) liegen bald sehr grosse äusserst mannichfach gestaltete, bald ziemlich kleine häufig kugelrunde Cysten; sie haben ausnahmslos ein grosses Lumen und ihre Wandung wird gebildet von einem schönen überall vorhandenen wimpernden Cylinderepithel (Taf. VIII Fig. 5) dessen Zellen genau das Aussehen derjenigen der Segmentalgänge haben. Die Grösse der Zellen in den Cysten schwankt zwischen 0,012 und 0,024$^{mm.}$, in den Canälen zwischen 0,008 und 0,021$^{mm.}$ Die Wimpern sind immer mindestens ebenso lang, wie die Zellen; mitunter scheinen sie zu fehlen. Die Cysten sind ungemein verschieden an Grösse, die kleinsten 0,06$^{mm.}$, die grössten bis 1$^{mm.}$ im Durchmesser. Die mit deutlichem Lumen versehenen Canäle schwanken zwischen 0,020 und 0,045$^{mm.}$ Durchmesser. Mitunter sind die Höhlungen der benachbarten Cysten gänzlich von einander getrennt, ebenso oft communiciren sie mit einander und dann nehmen sie gern die Form von unregelmässig ausgebuchteten weiten Canälen an. Viel seltner als Verbindungen der Cysten miteinander sind solche von Cysten mit längsverlaufenden und das Netz bildenden Wimpercanälen; bei einiger Aufmerksamkeit sind jedoch auch Cysten, welche terminal einem Canal aufsitzen (Taf. VIII Fig. 7) zu finden. Dies und die durchaus identische Structur beider, der Cysten und der Canäle beweisen, dass jene durch Umbildung dieser letzteren entstanden sind. Manche derselben — aber durchaus nicht alle — enthalten eigenthümliche Concretionen unregelmässigster Gestalt; die regelmässig runden lassen oft äusserst deutlich concentrische Schichtung erkennen; auch in den Wimpercanälen kommen solche Concretionen vor (Taf. VIII Fig. 6).

Dies mit den Segmentalgängen in Verbindung stehende Netz von Canälen, das ich vorgreifend als weibliches rete vasculosum bezeichnen will, verbindet sich mit den mehrfach erwähnten Hodenknollen in sehr characteristischer Weise, während es sich durchaus nicht in den übrigen Eierstockstheil der Genitalfalte hineinzieht; die schon mit blossem Auge in den dünnen Lamellen (Taf. VIII Fig. 2 v) bemerkbaren gegen die Eifollikel herantretenden Faserzüge und Netze werden ausschliesslich von Gefässen und Bindegewebe gebildet, welche aus dem oben beschriebenen

Gefässnetz des Mesovariums herstammen. Ein Querschnitt durch einen der rudimentären Hodenknollen zeigt folgendes Bild (Taf. VIII Fig. 3). Die äussere in der Zeichnung linke Lamelle des Mesovariums (Taf. VIII Fig. 3 a. g.) ist von der inneren (Fig. 3 i. g.) durch einen lockeren Faserzug getrennt, in welchem die oben beschriebenen Gefässe der Genitalfalte liegen.

Nur die äussere Lamelle trägt die Wimpercanäle des rete vasculosum; sie auch geht allein auf die Hodenknollen über, indem sie sich wieder in 2 Blätter spaltet, welche den inneren Kern rings umgeben, wie die tunica albuginea den Hoden der Säuger. Die Wimpercanäle des rete vasculosum bleiben ausschliesslich in der inneren Hälfte der äusseren Lamelle und gelangen mit ihr bis an das entgegengesetzte Ende des Hodenknollens; sie verhalten sich hier ganz genau ebenso, wie in dem Mesovarialtheil; ihre Canäle bilden zahlreiche Cysten, diese und jene haben ein schönes Wimperepithel und in beiden finden sich dieselben Concretionen wieder, wie ich sie vorhin beschrieben habe. Dieser Theil des rete vasculosum liegt also an der inneren, stark convexen gegen die Lymphräume des eigentlichen Ovariums gerichteten Fläche (Taf. VIII Fig. 3 r'. v'.). Die äussere Hälfte der äusseren Mesovarlamelle bildet die äussere freie Fläche des Hodenknollens; an dem Ovarialende des letzteren geht sie direct über in die unter dem Keimepithel liegende äussere Bindegewebsschicht der Eierstockszone. Das Gewebe dieser äusseren Rinde der Hodenknollen ist ungemein dicht aus senkrecht oder schräg sich kreuzenden Bindegewebsbündeln (und glatten Muskelfasern?) gebildet; es dringt meist in der Mitte in einem kurzen (Taf. VIII Fig. 3 x) breiten, seitlich davon in dünneren Zügen in die eigentliche Hodensubstanz ein, enthält aber niemals Wimpercanäle oder Wimpercysten. Zahlreichere Septa als von der äusseren Fläche entspringen von der inneren, das rete vasculosum enthaltenden Tunica; diese treten jenen oft entgegen und verbinden sich mit ihnen, so dass die centrale Substanz der Hodenknollen durch diese allerdings ziemlich unregelmässigen Scheidewände in verschiedene grosse Lappen getheilt wird.

Die centrale den grössten Theil der Hodenknollen bildende Masse besteht abgesehen von den dünnen bindegewebigen Zügen, einigen Gefässen und Lymphräumen fast ausschliesslich aus verschieden grossen rundlichen polyedrischen oder plattovalen Blasen, deren jede eine je nach dem Ort und der Grösse sehr verschieden grosse Zahl von schönen kernhaltigen und protoplasmareichen Zellen in sich enthält. Ich will dieselben Ampullen nennen. Die grössten derselben liegen ausnahmslos der inneren Fläche, also dem rete vasculosum zugekehrt, die kleinsten

immer hart an der äusseren Scheide des Knollens, und namentlich dicht gedrängt in nächster Nähe der von der Aussenfläche her zwischen die Hodensubstanz eindringenden bindegewebigen Scheidewände. Die beiden Zonen der grossen und kleinen Ampullen sind mitunter ziemlich scharf von einander abgesetzt; durch die bei Anwendung von Hämatoxylin eintretende verschiedene Färbung ihrer Elemente wird dieser Gegensatz recht stark hervorgehoben.

In der Zone der grossen Ampullen liegen diese bald ungemein dicht einander an, bald sind sie durch starke Lymphräume in Zügen auseinander gerückt; sie sind, wie es scheint, durch ein dünnes kernhaltiges Reticulum gänzlich von einander getrennt. Ausserdem wird die Zone durch die oben erwähnten von innen her kommenden bindegewebigen Züge in mehr oder minder zahlreiche Felder getheilt; in diesen Scheidewänden verlaufen ausser Blutgefässen ziemlich zahlreiche mit Wimperepithel ausgekleidete, sehr verschieden weite Canäle, welche alle direct auf die Zone der kleinen Ampullen zustreben. Die grössten Ampullen liegen nun aber nicht hart an der Innenfläche, sondern grade umgekehrt der äusseren Zone der kleinen Ampullen an; sie sind hier bald rundlich von 0,12—0,13$^{mm.}$ Durchmesser; bald polyedrisch bald oval plattgedrückt von 0,21$^{mm.}$ Länge und 0,12$^{mm.}$ Breite. Die Mehrzahl dieser Ampullen ist ganz erfüllt von unregelmässig rundlichen oder polyedrischen Zellen von 0,025 — 0,027 $^{mm.}$ Durchmesser; mitunter sind diese mehrfach geschichtet, wie aus den radiär stehenden Kernreihen hervorgeht; noch seltner findet sich in ihnen eine centrale Höhlung und dann ist die radiäre Anordnung der Zellen immer am regelmässigsten. Weiter nach innen zu d. h. gegen die innere Fläche des Hodenknollens, welche das so reich entwickelte Wimpercanalnetz enthält, werden diese Ampullen wieder kleiner und je mehr sie sich zwischen die Canäle eindrängen, um so mehr verändern sich auch die in ihnen eingeschlossenen Zellen. Nirgends aber scheinen diese Ampullen mit den Wimpercanälen in Verbindung zu stehen; sie sind ringsum geschlossen.

Von dieser inneren Zone der grossen Ampullen ist die der äusseren kleineren ziemlich scharf abgesetzt. Dieser Gegensatz beruht vor Allem darauf, dass die an die grössten Ampullen gränzenden kleineren Ampullen erheblich viel kleiner sind — von höchstens 0,12$^{mm.}$ Länge bei 0,07$^{mm.}$ Breite — und ein von ganz anders aussehenden Zellen begränztes sehr grosses, deutliches Lumen haben. Die die Wandung dieser Ampullen bildenden Zellen (Taf. IX Fig. 11) sind prismatisch oder cylindrisch, im Mittel nur 0,02$^{mm.}$ lang und sie enthalten einen grossen ovalen sich

ziemlich stark in Haematoxylin färbenden Kern (Taf. IX Fig. 9 a), meistens liegen sie in einfacher Lage, mitunter aber sind sie unregelmässig geschichtet. Weiter nach aussen oder vielmehr gegen die von aussen her eindringenden Septa zu schieben sich zwischen diese Zellen äusserst schmale Zellen (Taf. IX Fig. 9 b) ein, die fast ganz von ihren schmalen Kernen erfüllt sind; diese letzteren zeichnen sich dadurch sehr auffallend aus, dass sie noch viel intensiver durch Hämatoxylin gefärbt werden, als jene ovalen Kerne. Je näher nun die Ampullen an die äusseren Septa oder vielmehr deren Wurzel herantreten, um so zahlreicher werden die schmalkernigen Zellen, während umgekehrt die ovalen Kerne an Zahl abnehmen (Taf. IX Fig. 11); gleichzeitig treten in ihnen noch andere mit grossen runden, körnigen Kernen (Taf. IX Fig. 11 c) versehene sehr grosse Zellen auf und die ganze Ampulle hat dabei ihren Durchmesser auf 0,07—0,06$^{mm.}$ verkleinert. Ausserdem sind diese Ampullen nicht mehr, wie in der vorhin beschriebenen Zone, von einander gänzlich getrennt; ihre Höhlungen stehen häufig miteinander in Verbindung und dann hängen gewöhnlich eine ganze Anzahl solcher kleinerer Ampullen an einem dünnen Stiel, wie die Beeren einer Traube (Taf. IX Fig. 1). Diese Stiele oder Stränge werden aus Zellen gebildet; mitunter erkennt man in ihnen ein Lumen; sie zeigen genau den Bau und Grösse der Elemente, wie die feinsten nicht mehr wimpernden und fast geschlossenen Canäle des rete vasculosum; sie verbinden sich zu mehreren miteinander und treten in den von innen her kommenden Scheidewänden der Hodenknollen gegen die Innenfläche, also gegen das Rete vasculosum, zu. Da ihnen nun von diesem aus theils wimpernde theils aber nicht wimpernde Canäle entgegentreten, so ist wohl kaum daran zu zweifeln, dass beide sich miteinander verbinden, obgleich ein solcher Zusammenhang wegen des stark gewundenen Verlaufes der Canäle nicht an Schnitten nachzuweisen war. Noch weiter nach aussen zu haben die nicht mehr ganz deutlich von einander abgegrenzten Ampullen nur noch einen Durchmesser von 0,04$^{mm.}$ im Mittel. Hierauf finden sich nur noch langgestreckte Zellenschläuche mit continuirlischem Lumen, in deren Wandung theils die charakteristischen schmalkernigen Zellen in sehr grosser Zahl, theils die ebenso eigenthümlichen grossen blassen Zellen mit grossem runden Kern in geringer Menge liegen. Sie theilen sich, bilden seitliche Ausbuchtungen und treten ausnahmslos mit ihren blinden Enden (Taf. IX Fig. 12) gegen die Wurzeln der von einem Punct der Aussenfläche her in die Hodenknollen ausstrahlenden Septa dichten faserigen kernhaltigen Bindegewebes zu. Die meisten endigen hier; einzelne jedoch gehen weiter in die äussereBindegewebsschicht hinein (Taf. IX Fig. 12 a) treiben auch hier wieder nach allen Richtungen hin seitliche blindsack-

artige Verlängerungen und endigen schliesslich nicht selten in ziemlich feinen Röhren (Taf. IX Fig. 12 a), welche oft die Bindegewebszüge senkrecht durchsetzen, dann plötzlich umbiegen, um mit ihnen parallel fortzuziehen und sehr häufig ganz dicht unter dem Epithel verlaufen, welches die Aussenfläche der Hodenknollen als Fortsetzung des Keimepithels der Eierstockszone überdeckt. Nie aber begeben sie sich seitlich über die Zone hinaus, welche durch das Centrum der in die Hodensubstanz von aussen her eindringenden Septa bezeichnet ist. Sie enthalten endlich dieselben zelligen Elemente, wie sie auch in den kleinsten Ampullen vorkommen; leider lies sich ihre Anordnung nicht ganz sicher feststellen.

Es ist hierdurch die Wachsthumsrichtung der Hodenknollen wohl recht scharf bestimmt. Die innere dem rete vasculosum zunächst liegende Zone grosser und theilweise auch degenerirter oder nicht zur Ausbildung gekommener Ampullen ist die älteste Lage; von ihr aus geht die Neubildung kleinerer Ampullen in der durch die blind auswachsenden Zellschläuche bezeichneten Richtung gegen die Aussenfläche hin und zwar convergirend gegen eine Stelle zu, welche dorsal von der Eierstocksfalte liegend scharf durch die Ausstrahlung der von der äusseren Albuginea herkommenden Bindegewebszüge des Knollens in dessen Substanz hinein bezeichnet ist. Es lassen sich die beschriebenen Verhältnisse nicht anders deuten. Die wichtigste Bestätigung für die hier versuchte Deutung sehe ich indessen in den gleich zu erörternden Wachsthums-Verhältnissen des eigentlichen Hodens; es stimmen, wie man sehen wird, diese mit den hier geschilderten — mit Ausnahme eines einzigen Punctes — so vollständig überein, dass ich im Hinblick auf diese Uebereinstimmung jeden Versuch einer anderen Deutung als durchaus unzutreffend bezeichnen muss.

Es kann natürlich erst durch die Untersuchung des Baues und des Wachsthumes der eigentlichen als solcher fungirenden Hoden der Beweis geliefert werden, dass die hier beschriebenen Knollen an der Basis der Eierstockszone in der That als rudimentäre Hoden anzusehen sind.

C. Der Hode. Im Allgemeinen beginnt derselbe, wie der Eierstock, am Vorderende der Genitalfalte; nur bei einigen Gattungen (Centrophorus, Scymnus) liegt er weiter zurück bis in die Mitte der Leibeshöhle hinein. In solchem Falle deutet die Richtung der vordern vasa efferentia vom Hoden aus scharf nach vorn zu — statt senkrecht gegen die Axe des Thieres, wie gewöhnlich — (s. Taf. V Fig. 3 s. v. e.) aber an, dass der Hode nur in Folge irgendwelcher unbekannten Einflüsse seinen ihm zukommenden Ort mit einer mehr nach hinten gerückten Lage vertauscht habe. Nie aber erstreckt sich derselbe weit über die Mitte der Leibes-

höhle hinaus, obgleich er mitunter bis an die Cloake zu reichen scheint (Mustelus, Sphyrna, Galeus etc.); dieser Anschein wird dadurch hervorgerufen, dass der Hode bei den Arten mit epigonalem Organ in seinem hinteren Abschnitt in dasselbe eingesenkt erscheint, ohne äusserlich von ihm abgesetzt zu sein. Dann ist natürlich, ohne mikroskopische Untersuchung, eine Bestimmung seiner Ausdehung nach hinten unmöglich, dagegen eine Verwechselung des Hodens mit dem epigonalen Organ sehr wohl möglich. Dies hat *J. Müller* schon hervorgehoben. Trotzdem hat *Bruch* angegeben, der Hode reiche bei Sphyrna, welche ein sehr entwickeltes epigonales Organ besitzt, bis zum Enddarm, was entschieden falsch ist. Vom epigonalen Organ scheint *Bruch* überhaupt, trotz seines Vorgängers *J. Müller*, nichts zu wissen.

Die Gestalt des Hodens ist bei den Haien (im geschlechtsreifen Zustande) (Taf. VII Fig. 1; Taf. V Fig. 2) cylindrisch oder mehr oder minder so mit seitlichen kurzen Lappen (Centrophorus, Scymnus; Taf. V Fig. 3) bei den Rochen ist er bald rundlich bald seitlich plattgedrückt; bei Chimaera endlich eiförmig oder nierenförmig ohne scharf ausgeprägte Aussen- und Innenfläche (Taf. XI Fig. 4). Zur Zeit der Geschlechtsreife schwillt er stark an, wie der Eierstock, ohne indessen durch die plötzliche Ausbildung seiner Elemente so vollständig umgeformt zu werden, wie das mit diesem geschieht. Er behält ausnahmslos bei den Haien die mehr cylindrische, bei den Rochen die mehr rundliche oder platte Gestalt bei.

Auffallender als die mit der Geschlechtsreife oder Begattungszeit eintretenden Veränderungen des Hodens sind diejenigen der vasa deferentia und der Ausführungsgänge der Niere. Auf diese Verhältnisse komme ich im nächsten Capitel wieder zurück.

Bei den meisten der von mir untersuchten Haifischarten findet sich äusserlich am gewöhnlich sehr langgestreckten Hoden eine der Längsaxe (Taf. V Fig. 3; Taf. XI Fig. 1, 2, 3, 4 pro.) nicht immer genau entsprechende Falte.[1]) Bei jungen Thieren trennt sie die Aussenfläche[2]) von der Innenfläche des Hodens meist ziemlich scharf; doch ist auch dann

---

[1]) *Bruch* bildet dieselbe von Squatina (l. c. Taf. I) und von Mustelus (Taf. II Fig. 3) ab, ohne ein Wort über sie zu sagen; es ist dies nicht zu verwundern, da ihm jeder tiefere Einblick in die typische Structur des Urogenitalsystems der Plagiostomen mangelt, obgleich er behauptet, sie vom allgemeinsten Gesichtspunkt aus untersucht zu haben (l c. pag. 1).

[2]) *Bruch* unterscheidet mit allen Zoologen (l. c. p. 15) eine ventrale und eine dorsale Fläche; jene entspricht der inneren, diese der äusseren Fläche. Die

schon oft eine schwache Windung bemerkbar, sodass scheinbar die beiden Flächen des Hodens ihre Lage wechseln. Bei ausgewachsenen geschlechtsreifen Thieren tritt in Folge der später zu besprechenden ungleichmässigen Wachsthumsvorgänge im Innern des Hodens eine Ablenkung der Falte von der graden Linie auf, so z. B. bei Scymnus, Centrophorus, bei denen sie zwischen den verschiedenen durch Furchen von einander getrennten Hodenlappen sich mehr oder minder schlängelnd verläuft. Ursprünglich ist sie von gleicher Längsausdehnung wie der Hode selbst. Dadurch aber, dass das vordere und das hintere Ende desselben so stark wachsen, dass die beiden Enden der Falte ihm nicht zu folgen vermögen, biegt sich mitunter vorn wie hinten die Hodenspitze seitlich über die Falte hin (s. Taf. V Fig. 3; Taf. XI Fig. 3); oder sie greift einfach abgerundet über das Ende der letzteren hinweg, (z. B. Acanthias und Chimaera Taf. XI Fig. 4). Mitunter wird sie sogar von der Tunica propria des Hodens gänzlich umwuchert; wenigstens ist der Bau des Hodens von Oxyrhina glauca und andren Arten nicht anders zu deuten. An diesen ist nemlich äusserlich keine solche Falte zu sehen; aber auf Durchschnitten (s. T. XI F. 7, 11) erkennt man leicht einen von dem übrigen Gewebe scharf abgesetzten Querschnitt eines Längsstranges, (Taf. XI Fig. 7, 11, 15 etc.) in welchem genau dieselben Theile liegen, wie sie für die erwähnte bei den meisten Formen äusserlich sichtbare Falte charakteristisch sind.

Von Rochen habe ich bis jetzt leider nur Torpedo maculata untersuchen können. Hier liegt die Falte auf der platten Aussenfläche des rundlich-plattgedrückten Hodens; sie erreicht weder das vordere noch das hintere Ende desselben. Ganz ähnlich verhält sich Chimaera monstrosa; ihr nierenförmiger oder eiförmiger Hode hat eine etwas flache äussere Fläche und auf ihr sieht man ebenfalls eine Längsfalte (Taf. XI Fig. 4 pr. o.), welche weder vorn noch hinten den Rand des Hodens erreicht.

Diese Falte ist von höchster Bedeutung; sie bestimmt am Hoden die Zuwachslinie neuer samenbildender Ampullen, wie eine genaue vergleichende Untersuchung junger und alter Hoden auf's Deutlichste erweist.

---

von mir gebrauchte Terminologie schliesst sich den morphologischen Embryonalverhältnissen an, während *Bruch* ausschliesslich die physiologischen Lagerungsbeziehungen benutzt. *Bruch*'s innerer Rand ferner ist die Insertionslinie des Hodens, also der Hodenbasis, sein äusserer Rand der freie ventrale Rand. *Bruch* scheint bei seiner Beschreibung nur die Verhältnisse bei den Rochen im Auge gehabt zu haben; dies ist unstatthaft, da bei den Embryonen aller Plagiostomen die gegenseitigen Lagerungsbeziehungen dieselben sind und diese erst später eine Veränderung durch die dorsoventrale Abplattung des Rochenkörpers erfahren.

Ehe wir jedoch ihre Beziehung zu den jüngsten Ampullen erforschen, müssen zuvor noch die andern Structurverhältnisse des Hodens näher geschildert werden. Einstweilen will ich, ohne besondere Erklärung, jene Falte mit dem Namen der Vorkeimfalte belegen.

Grade wie bei dem Eierstock schlagen sich die beiden Lamellen des Mesorchiums um die centralen Theile des Hodens herum und bilden um ihn eine überall dicht anliegende Tunica propria, welche zum grössten Theile aus dichtem fibrillären Bindegewebe besteht, dessen Bündel vorzugsweise der Oberfläche parallel verlaufen. Die Linie, in welcher die beiden Lamellen des Mesorchiums auseinander weichend den eigentlichen Hoden zu umfassen beginnen, wollen wir die Basis des Hodens nennen; es ist die Insertionslinie des Hodens am Gekröse. Ihr gegenüber läuft der Länge nach die Vorkeimfalte. Hier verändert sich die Structur des Bindegewebes der Tunica propria ein wenig; es laufen nemlich die Bündel derselben nur zum Theil parallel der Oberfläche, ein andrer Theil tritt quer von der Aussenfläche auf die Innenseite über, sodass durch diese quergestellten oder auch im Bogen verlaufenden Balken ein kleiner eben der Vorkeimfalte angehörender Raum mehr oder minder scharf von der eigentlichen Hodenmasse abgetrennt wird (s. Taf. XI Fig. 15, 1, 2, 8 pro.). Beide äussere Flächen des Hodens sind von einem gewöhnlich ziemlich niedrigen wimperlosen Epithel bedeckt, welches mitunter nur in der Concavität der Vorkeimfalte, mitunter überall in ein deutlich cylindrisches übergeht. Nur Squatina vulgaris hat überall ein cylindrisch-geschichtetes wimperloses Epithel des Hodens.

I. Das Hodennetz. In der *Basis* des Hodens oder zum Theil auch schon im Mesorchium lösen sich die zu *vasa efferentia* gewordenen Segmentalgänge in ein mitunter sehr stark entwickeltes *Rete vasculosum* auf. Seine Ausbildung hängt zum Theil ab von der Zahl der vasa efferentia; wo nur ein Segmentalgang (wie bei Galeus, Pristiurus, den Rochen) dazu verwendet wird, nimmt das durch ihn gebildete Rete vasculosum nur die Basis des obersten Hodenendes ein; sind jene Ausführgänge zahlreich (Centrophorus, Squatina, Acanthias etc.), so verläuft es fast bis an's hinterste Ende desselben.

Bei *Mustelus* (Taf. VII Fig. 1 rv.) finden sich 3 vasa efferentia; das Geflecht, das sie an der vorderen Hodenbasis bilden, besteht nur aus wenigen Längs- und Querzweigen, die ein kleines aber weitmaschiges Netz erzeugen. Aeusserst weitmaschig ist dasselbe bei Squatina (s. Taf. V Fig. 2 rv.). Hier stehen die vordersten 6 Segmentalgänge oder vasa efferentia durch weite Bögen miteinander an der Hodenbasis in Verbindung;

von diesen gehen kurze unregelmässige Canäle an ein der Länge nach in der Hodenbasis verlaufendes Rohr, welches zahlreiche Samencanälchen in den Hoden schickt und bis an das hinterste Ende des Hodens zu verfolgen ist. Bei *Scymnus lichia* ist das basale Hodennetz ungemein dicht und stark entwickelt; an seiner Bildung nehmen, wie oben angegeben wurde, 8—10 vasa efferentia (Segmentalgänge) theil. Die Maschen dieses Netzes sind sehr klein, die Wandungen seiner Canäle, welche schönes Wimperepithel tragen, sehr stark in Folge der bedeutenden Verdickung der bindegewebigen Scheiden um dieselben. Man kann daher nur durch die mikroskopische Untersuchung die Wimpercanäle dieses Rete vasculosum von den Gefässen, welche auch hier ziemlich zahlreich sind, unterscheiden. Der Centralcanal in der Hodenbasis ist auch hier, wie bei Squatina, vorhanden. Weniger dicht wieder ist dasselbe bei *Acanthias* und *Centrophorus*, obgleich die Zahl der sich in dasselbe auflösenden Segmentalgänge eine ziemlich grosse ist. Bei den *Rochen* endlich scheint im Mesorchium jede Spur eines Hodennetzes zu fehlen; es geht bei ihnen ein einfaches vas efferens (Taf. VII Fig. 3) hart an den Hoden heran, um sich hier ohne Weiteres in den zweiten Abschnitt des Rete vasculosum aufzulösen.

Es ist nemlich zu diesem ohne Zweifel noch ein mitunter sehr reich entwickeltes Canalnetz zu rechnen, welches in der Tunica propria oder unter ihr verlaufend bei vielen Plagiostomen einen grossen Theil der inneren und äusseren Hodenoberfläche umspannt. Es endet vielleicht immer in ziemlich weiter Entfernung von der Vorkeimfalte, welche, wie bereits gesagt, in der Regel der Hodenbasis grade gegenüber liegt; bei ganz jungen Thieren ist dies ausnahmslos der Fall. Von diesem Theil des Hodennetzes aus entspringen erst die in der Substanz des Hodens selbst sich verästelnden und schliesslich an die Ampullen herantretenden Samencanälchen. Die Anordnung desselben lässt einen doppelten Typus erkennen. Mitunter umspannt es mit seinen ungemein verschieden weiten Canälen, die sich netzförmig verbinden, den äusseren Umfang der eigentlichen Hodensubstanz; dann scheinen in ihm keine Canäle vor andern besonders ausgezeichnet zu sein. Man kann es füglich als *äusseres Hodennetz* bezeichnen. Es findet sich bei Acanthias, Centrophorus, Scymnus, Scyllium, Torpedo etc. Ihm gegenüber stellt sich das *innere Hodennetz,* wie es bei Oxyrhina, Mustelus, Galeus, Squatina und Prionodon vorhanden ist. Hier verläuft nemlich (Taf. XI Fig. 1, 2, 5, 6, 7 c.) bald mehr bald weniger nah an der Hodenbasis ein der Länge nach ziehender einfacher Samengang, den ich den Centralcanal des Hodennetzes nennen will. Von diesem aus gehen verschieden lange und weite Canäle, die sich mitunter auch zu einem weitmaschigen und wenig ausgebreiteten Netze verbinden,

auf die Hodensubstanz zu, treten in diese ein, verästeln sich und lassen sich oft noch bis hart an die Vorkeimfalte verfolgen. Der Centralcanal scheint immer zu wimpern (Taf. V Fig. 6 von Galeus), mitunter auch die von ihm ausstrahlenden Samencanälchen. Bei jungen Thieren reicht der Centralcanal oft weit nach hinten über das Ende der schon angelegten aus halb ausgebildeten Ampullen bestehenden Hodensubstanz hinaus; dann rückt er immer näher an die Vorkeimfalte heran (Taf. XI Fig. 11, Fig. 1, 2). Bei Galeus läuft er etwa 0,8$^{mm.}$ von der Vorkeimfalte getrennt, bis an das hinterste Ende des letzteren, an die er wie es scheint in ziemlich regelmässigen Abständen kurze in sie eindringende Samencanälchen abgiebt. Die primitiven Hodenampullen hören ziemlich viel früher auf. Bei Prionodon liegt der 3,5$^{ctm.}$ lange Hode am vordersten Ende der Genitalfalte, und zwar so ganz in sie eingesenkt (Taf. XI Fig. 3), dass äusserlich keine Spur desselben zu bemerken ist. Auf Schnitten bemerkt man gegen die Basis zu den Centralkanal, welcher von Stelle zu Stelle Canäle an die Ampullengruppen des Hodens abgiebt; an der Aussenfläche ferner die mit den jüngsten Ampullen in Verbindung stehenden Zellenstränge der halb äusserlichen Vorkeimfalte. Hier ist die Genitalfalte etwa 10$^{mm.}$ hoch, dann wird sie immer niedriger, bis sie ungefähr in der Mitte des Körpers (Taf. XI Fig. 3 bei a) nur 2$^{mm.}$ hoch ist; dann wird sie rasch wieder höher und erreicht schliesslich am Enddarm die bedeutende Höhe von 20$^{mm.}$ Die Vorkeimfalte beginnt etwas hinter dem Vorderende (Taf. XI Fig. 3 pr. o.), läuft etwa 5$^{ctm.}$ weit an der Aussenfläche entlang, hier tritt sie an die ventrale Kante der Genitalfalte (Taf. XI Fig. 3 a) und läuft nun scheinbar als schmaler Saum bis an's hinterste Ende derselben. Durchschnitte zeigen indessen, dass sie auf 10$^{ctm.}$ Entfernung vom Vorderende des Hodens (Taf. XI Fig. 3 bei b) aufhört; d. h. es fehlen von da an in ihr die characteristischen Zellenschläuche der Vorkeimfalte gänzlich, obgleich durch die Anordnung des Bindegewebes eine Fortsetzung angedeutet zu sein scheint. So weit wie die eigentliche Vorkeimfalte mit ihren Zellschläuchen erstreckt sich nun auch der Centralcanal der Samengefässe, aber er bleibt bis nahe an dies Ende immer in ziemlich bedeutender Entfernung von der Vorkeimfalte (Taf. XI Fig. 2 c). Da nun die Vorkeimfalte die Elemente enthält, aus welchen durch später zu schildernde Umbildungen die eigentlichen Follikel des Hodens erst gebildet werden, so ist hier offenbar der Beweis geliefert, dass der Hode in doppelter Richtung wächst; einmal nemlich in der Richtung von der Basis gegen die Vorkeimfalte, dann aber auch von vorn nach hinten zu. Die ältesten Follikel liegen daher immer der Hodenbasis und dem Vorderende des Hodens zunächst; die jüngsten am hinteren Ende und nahe der

Vorkeimfalte. Damit stimmen denn auch alle andern Beobachtungen: überall ist das Vorderende des Hodens dem Hinterende nicht unwesentlich voraus in der Anlage, Ausbildung oder Rückbildung seiner Theile und während hinten noch oft Primitivfollikel oder gar Zellschläuche in der Vorkeimfalte liegen, welche offenbar erst in nächster Brunst zur Ausbildung gekommen sein würden, finden sich vorn oft ganz ausschliesslich Ampullen mit ausgebildeten Zoospermbüscheln.

Uebrigens scheint der eben hervorgehobene Gegensatz zwischen dem äusseren und inneren Hodennetz doch kein typischer, sondern nur für die verschiedenen Altersphasen des Hodens desselben Thieres charakteristischer Unterschied zu sein. Dies geht aus dem Verhalten bei Squatina hervor. Bei jungen Thieren (Taf. XI Fig. 5, 6 c) ist zweifellos ein in der Hodenbasis liegender Centralcanal vorhanden, aber kein eigentliches Hodennetz. Bei alten dagegen findet sich ebenso sicher in den äusseren Lamellen, deren eigenthümlichen Bau ich bald schildern werde, ein sehr reich entwickeltes Netz von Canälen, welches die central liegende Hodenmasse von aussen her umfasst und sicherlich mit den vasa efferentia, wie mit den zwischen den Hodenampullen verlaufenden Samencanälchen in Verbindung steht. Die Untersuchung der Entstehung und Umbildung der Hodenampullen wird uns später erklären, wie dieses äussere Hodennetz aus dem primitiven inneren entstanden gedacht werden kann.

II. Entstehung, Wachsthum und Veränderung der Hodenfollikel. Entsprechend den wichtigsten Entwicklungsstadien der Ampullen lassen sich in einem reifen Hoden 3 mitunter ziemlich scharf von einander abgegrenzte Zonen unterscheiden (abgesehen von der Vorkeimfalte): 1) die äussere der schon entleerten Ampullen; 2) die centrale der in voller Ausbildung begriffenen; 3) die immer hart an die Vorkeimfalte anstossende Zone der ganz jungen und wohl für die nächste Brunst aufgesparten Follikel. Die Vorkeimfalte selbst kann ihrer Structur, Umbildung und Entstehung nach erst im zweiten entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt besprochen werden.

Bei dieser Untersuchung ist vor Allem Folgendes festzuhalten. Auf Durchschnitten und Längsschnitten haben wir in der Hodenbasis die durchschnittenen Canäle des Hodennetzes zu erwarten; ihr gegenüber ist die Vorkeimfalte zu suchen; das zellige Stroma, in welches die Ampullen und Samencanälchen eingebettet sind, wird äusserlich von einer mehr oder minder dicken Tunica propria umhüllt, welche in das Gerüst der Ureierfalte übergeht. Die Ampullen sind ausschliesslich die Bildungsstätten der Zoospermen; die grössten und entwickeltsten liegen immer der Hodenbasis

zunächst und in der Nähe der Vorkeimfalte finden sich ausnahmslos die jüngsten Ampullen. Von diesen letzteren sind die Samencanälchen, welche als Ausführungsgänge für die in den Ampullen erzeugten Samenkörperchen dienen, zu trennen.

IIa. Die Randzone entleerter Ampullen. Scymnus lichia. Erwachsenes geschlechtsreifes Thier von reichlich 1 Meter Länge. Hodenlänge 9,5ctm. Auf dem Querschnitt ist der Hode meistens kreisrund (Taf. X Fig. 2); die Vorkeimfalte zieht an ihm äusserlich deutlich bemerkbar (Taf. V Fig. 3 pr. o.) fast der ganzen Länge nach herunter, vorn wie hinten aber krümmt sich ein Theil des Hodens über jene hinweg gegen das Mesorchium zu, sodass die Vorkeimfalte etwa 1,5ctm. kürzer ist, als der Hode selbst. Ueber diesen letzteren hinaus verlängert sich noch die Genitalfalte nach hinten; sie endet erst in etwa 6ctm. Entfernung vom After. Auf dem Längsschnitt (Taf. X Fig. 3) sieht man von der Hodenbasis aus 9—10 sehr verschieden mächtige Faserzüge in die Hodensubstanz eindringen; diese Septa testis entsprechen so ziemlich (wenn auch nicht ganz genau) den vasa efferentia. Sie trennen also den Hoden der Länge nach in soviel einzelne, allerdings nicht von einander scharf gesonderte Abtheilungen, als Segmentalgänge in vasa efferentia übergehen und sie bilden zusammen mit der Hodenbasis einen Abschnitt, den man mit Fug und Recht dem Corpus Highmori des Säugethierhodens vergleichen kann. Er ist nemlich hier wie dort vorzugsweise Träger des Hodennetzes. Diese ganze Zone ist von dem weissen centralen Drüsentheil des Hodens ziemlich scharf abgesetzt durch schwach bräunliche Färbung.

Das Hodennetz, welches von der Basis ausgeht, strahlt zum Theil in wenig zahlreichen feinen Canälen in die septa testis oder direct in die Hodensubstanz aus, theils umfasst es von der Tunica propria getragen den Hodenumfang bis etwa zur Hälfte. Es ist ungemein reich entwickelt und schwillt an vielen Stellen in sehr verschieden grosse mit schönem Wimperepithel (Taf. X Fig. 26) ausgekleidete Blasen an; in diesen wie in jenen sieht man oft massenhaft reife Zoospermen liegen. Die feinsten Canäle haben einen Durchmesser von 0,03mm. und kaum ein Lumen, die weitesten einen solchen von 0,14mm. bei 0,015mm. Länge der Wimperzellen. Dieses durchaus unregelmässige Netz liegt mit den sehr zahlreichen begleitenden Gefässen in einem Stroma, welches abgesehen von dem spärlichen faserigen und zelligen Bindegewebe vorzugsweise aus scheinbaren Zellen und eigenthümlichen Zellgruppen gebildet ist.

Zu äusserst liegen hart unter dem dichten Gewebe der Tunica propria, untermischt mit Gefässen und Samengängen, eigenthümliche rundliche oder

polyedrische zellähnliche Körper (Taf. X Fig. 22) ohne deutliche Membran; ihre Substanz ist durchweg homogen, oft mit Fettkörnchen erfüllt, mitunter schwach wachsglänzend; sie sind bald ganz dicht, bald haben sie eine kleine centrale Höhlung, in welcher mitunter ein Kern oder eine gelbe fettig aussehende Concretion, mitunter ein Kern von 0,01$^{mm.}$ Grösse und eine solche Concretion liegt. Sie machen meistens den Eindruck sehr dickwandiger Zellen oder vielmehr ganz membranloser, deren Substanz sich in eine dichtere Corticalschichte und in eine dünnere einen Hohlraum bildende und Kern wie Concretion aufnehmende Centralmasse getrennt hat.

Kämen nicht daneben die andern Körper vor, welche ebenso gross sind, nemlich 0,02$^{mm.}$ im Durchmesser, und ebenso aussehen, aber die Höhlung und den Kern nicht mehr besitzen, so würde man jene ohne allen Zweifel als echte Zellen ansehen müssen. Diese Pseudozellen bilden bald isolirte Nester, bald langestreckte Züge zwischen den Samencanälchen; sie sind in der Nähe des Mesorchiums (in der Hodenbasis) am stärksten entwickelt und sie verschwinden ziemlich bald, ohne der bräunlichen Zone bis zur Mitte des Hodenumfangs (an beiden Flächen) zu folgen. Auf diese erste Schicht folgt eine zweite, übrigens von jener durchaus nicht stark abgegrenzte Zone, in welcher die Pseudozellen (Taf. X Fig. 23) etwas grösser, nemlich 0,03$^{mm.}$ im Mittel gross sind, einen grösseren centralen Hohlraum besitzen und in diesem neben der gleichen gelben (fettigen ?) Concretion noch mehrere Kerne von 0,013$^{mm.}$ Grösse. In der Grösse stimmen also diese letzteren so ziemlich mit dem überein, welcher in vielen Pseudozellen der ersten Schicht liegt, beide auch färben sich in gleicher, aber wenig intensiver Weise in Haematoxylin. Man würde die der zweiten Schicht angehörigen Körper hiernach wohl geneigt sein, mehrkernige Zellen nennen. Wenn man indessen bedenkt, dass zwischen solchen Pseudozellen von 0,03$^{mm.}$ Durchmesser mit 5—6 Kernen uud denen von 0,02$^{mm.}$ Durchmesser mit einem Kern alle Uebergänge in demselben Präparat zu sehen sind, dass ferner durchschnittlich die mehrkernigen Pseudozellen dünnwandiger und grösser sind, als die einkernigen, in beiden dieselben gelben Concretionen vorkommen und schliesslich Kerne wie Concretionen verschwinden, so wird man, denke ich, die Annahme für nicht zu gewagt erachten, dass sämmtliche Formen der Pseudozellen als Stadien einer in bestimmter Weise vor sich gehenden Umbildung anzusehen seien. Auch die Richtung dieser Umbildung spricht sich schon ziemlich bestimmt aus. Nirgends finden sich Theilungsstadien der Kerne. Angenommen aber, aus den äusserlich liegenden kernlosen Pseudozellen gingen zuerst die kernhaltigen hervor, aus diesen die weiter nach innen liegenden mehrkernigen, so müssten doch solche Theilungs-

stadien leicht zu beobachten sein; aber sie fehlen, wie gesagt, vollständig. Dann aber bleibt nur noch eine andre Deutung: die peripherischen einkernigen müssen die älteren, die mehrkernigen die jüngeren sein, es fände dann nicht eine Ausbildung, sondern eine Rückbildung von innen nach aussen statt, deren letztes Resultat die kernhaltige oder kernlose ganz äusserlich liegende Pseudozelle wäre. Mit dieser letzteren Auffassung aber stimmen alle jetzt noch zu schildernden Structurverhältnisse des ausgebildeten Hodens von Scymnus lichia überein.

Auf die Zone der mehrkernigen Pseudozellen (Taf. X Fig. 1 b) folgt eine übrigens gleichfalls ziemlich unregelmässige Schicht, in welcher theils Hodenampullen mit entwickelten Zoospermenbüscheln gefunden werden, theils eigenthümliche dickwandige Blasen von sehr verschiedener Grösse; (Taf. X Fig. 1 a u. Fig. 24). Beide sind plattgedrückt und ihre beiden Flächen liegen im Allgemeinen der Oberfläche des Hodens parallel. Die mit Zoospermen versehenen Ampullen (Taf. X Fig. 24) schwanken zwischen folgenden Dimensionen: die kleinsten $0{,}17^{\mathrm{mm.}}$ Länge bei $0{,}10^{\mathrm{mm.}}$ Dicke, die grössten $0{,}26^{\mathrm{mm.}}$ bei $0{,}08^{\mathrm{mm.}}$ Die Zoospermenbüschel liegen in ihnen mit den Schwänzen (Taf. X Fig. 24) convergirend gegen die centrale Höhlung, mit ihren Köpfen eingekeilt zwischen sehr langen conischen körnigen Zellen (Taf. X Fig. 21), welche mit ihrer breiten Basis an die Tunica propria des Follikels anstossen und hier einen grossen ovalen, sich nur schwach in Haematoxylin färbenden Kern aufweisen. Diese conischen Körnchenzellen sind mit den schon längst von *Hallman* beschriebenen Epithelzellen der Ampullen identisch; ihre Umwandlungen und ihre Bedeutung sind indessen diesem Autor, wie allen späteren Beobachtern entgangen. Zwischen den Ampullen von der eben beschriebenen Structur und den oben erwähnten dickwandigen Blasen liegen nun ähnlich gestaltete platte Blasen von fast gleicher Grösse (Taf. X Fig. 24) wie die Samenampullen; es fehlen ihnen freilich die Zoospermenbüschel, aber nicht die eigenthümlichen kegelförmigen Körnchenzellen der Samenampullen (Taf. X Fig. 25). Sie können daher auch nichts andres sein als eben entleerte Ampullen und in der That sieht man sie mitunter im Zusammenhang mit entschiedenen Samencanälchen (Taf. X Fig. 24). Dicht daneben liegen wieder andre, in denen die grossen Kerne nur noch von wenig Körnchensubstanz umgeben mehr im Centrum liegen, während sich peripherisch eine dünne Schicht solcher eigenthümlich mattglänzenden Substanz abgelagert hat, wie ich sie als characteristisch für die Pseudozellen angegeben habe. Diese Rindenschicht wird dicker; gleichzeitig nehmen Körnchensubstanz und eingeschlossene Kerne an Masse und Substanz ab, statt dessen tritt eine Spur gelblicher Concretionen auf, diese

und die Rindenzone nehmen zu, die Kerne verschwinden bis auf 2—4, kurz, zwischen den echten dickwandigen Pseudozellen und den noch Samenbüschel enthaltenden plattgedrückten Ampullen finden sich alle Uebergänge dicht neben einander. Es ist damit für diese Art der Beweis geliefert, dass die äusserste Schicht ganz kernloser glasiger Pseudozellen nur entstanden ist durch die allmälig von innen nach aussen fortschreitende Rückbildung der ihres eigenthümlichen Sameninhaltes beraubten Hodenampullen. Diese Rückbildung der nicht mehr fungirenden Ampullen erinnert ungemein an die Entstehung der corpora lutea im Ovarium der Säugethiere; es wird später gezeigt werden, dass sich diese Parallele in gewissem Sinne auch morphologisch durchführen lässt.

Von der Zone der ganz reifen Ampullen an verschwinden in der Richtung gegen die Vorkeimfalte zunächst die Samenbüschel und die äusseren Deckzellen oder Epithelzellen der Follikel werden so klein und schmal, dass sie gar nicht von den radiär gestellten Reihen von Bildungszellen zu unterscheiden sind. Die Ampullen mit gut entwickelten Samenbildungszellen sind polyedrisch oder kugelig, von einem Durchmesser von 0,19—0,22$^{mm.}$ Allmälig nehmen sie gegen die Vorkeimfalte hin sowohl an Grösse, wie an Zahl der eingeschlossenen Samenbildungszellen ab, bis schliesslich die hart an der Vorkeimfalte liegenden Ampullen nur einen Durchmesser von 0,04$^{mm.}$ und eine einfache Zellenlage aufweisen. Von da an sind gesonderte Ampullen nicht mehr zu erkennen; sie vereinigen sich zu Trauben und verlängern sich convergirend in die Vorkeimfalte hinein in Form von sehr eigenthümlich gebauten Zellenschläuchen, deren blinde Enden bis nahe an die vom Epithel bedeckte äussere Fläche der Vorkeimfalte herantreten. Die Structur dieser letzteren und ihre Beziehungen zu den jungen und halb ausgewachsenen Hodenampullen werde ich weiter unten bei anderen Arten untersuchen, von welchen ich besser erhaltenes Material zur Untersuchung besass. Nur das Eine muss ich hervorheben, dass nemlich auch hier in den letzten Enden der Zellenschläuche der Vorkeimfalte dieselben 2 Zellformen, nemlich conische kleinere Zellen und grössere rundliche Körnchenzellen, deutlich erkennbar waren, wie sie überall in den Vorkeimfalten sämmtlicher Plagiostomen in ganz gleicher Form, Aussehen und Anordnung vorkommen.

Squatina vulgaris. Sehr altes Thier, Gesammtlänge reichlich 1,2$^{m.}$ Thoraxlänge fast 0,3$^{m.}$ Der Hode (T. X F. 18) ist vorn breiter als hinten, an der Aussenkante eingedrückt, vorn etwas rundlich angeschwollen. Die Vorkeimfalte (Taf. X 18 u. 19 pro.) ist äusserlich nur im mittleren Theile des Hodens als reichlich 1$^{mm.}$ breiter etwas gewundener Streif zu er-

kennen; vorn wie hinten verschwindet sie spurlos, obgleich die Hodensubstanz ohne Unterbrechung noch weithin sich fortsetzt. Vor dem vorderen äusseren Ende der Vorkeimfalte aber ist diese, wie Durchschnitte lehren, ganz zwischen die Ampullen des Hodens versenkt (Taf. X Fig. 20), hinten dagegen hört sie nach schwacher Einsenkung in seine Substanz rasch auf. Es unterscheidet sich hier, wie bei Scymnus die Vorkeimfalte wesentlich vom übrigen Hoden durch folgende 2 Puncte: die Hauptmasse derselben wird gebildet von dichtem fibrillären Bindegewebe und in ihr liegen die eigenthümlichen Endschläuche der jüngsten Ampullen mit ihren grossen Körnchenzellen. Dieser Unterschied ist durchgreifend; bei sämmtlichen von mir bisher auf den Hoden untersuchten Gattungen der Plagiostomen finde ich dieselbe Verschiedenheit wieder.

Ein Durchschnitt des Hodens aus dem vorderen äusserlich sichtbaren Ende der Vorkeimfalte (Taf. X Fig. 20) unterscheidet sich von einem durch die Mitte der letzteren (Taf. X Fig. 19) geführten, nur durch die Lage der Vorkeimfalte; dort ist sie allseitig umgeben von einer Zone junger im Wachsthum begriffener Ampullen (Taf. X Fig. 20 b), hier tritt sie an die äussere etwas eingedrückte Hodenfläche heran (Taf. IV Fig. 19 b). Im Uebrigen besteht kein Unterschied. Die eigentliche aus Ampullen zusammengesetzte Hodensubstanz macht nur den geringeren Theil des Durchschnitts aus; sie unterscheidet sich durch ihre weissliche Farbe scharf von der sehr viel breiteren Rindenschicht, welche von durchscheinend chocoladebrauner Färbung ist. In dieser letzteren fallen schon dem unbewaffneten Auge einestheils schmale spaltförmige Hohlräume (Taf. X Fig. 19 c) andrerseits feine weissliche Stränge auf, jene sind Gefässlacunen (Lymphräume?), diese aber die bei stärkerer Vergrösserung leicht erkennbaren Canäle des Hodennetzes.

Die braune Rindenschicht wird ihrer Hauptmasse nach zusammengesetzt aus verödeten Hodenampullen, deren Rückbildungsstadien hier in gleicher Weise, wie bei Scymnus, angeordnet anzutreffen sind. Zu äusserst unter der Tunica propria liegt eine Zone sehr dickwandiger Pseudozellen mit 1—2 Kernen und gelblichen körnigen Concretionen im Innern (Taf. X Fig. 11); sie sind mitunter durch ein schwach entwickeltes Reticulum oder durch starke Ansammlungen von Stromazellen von einander in Zügen getrennt, oder sie legen sich auf weite Strecken hart aneinander an, fassen dann aber (Taf. X Fig. 17) überall die Kerne einzelner Stromazellen zwischen sich. Weiter nach innen zu finden sich unzweifelhaft noch als solche erkennbare Ampullen schon in der Rückbildung begriffen; sie sitzen theils noch unveränderten Samencanälchen (Taf. X Fig. 12) auf, theils

haben sie sich von diesen schon abgetrennt. Grade wie bei Scymnus beginnt die Ablagerung der eigenthümlich glänzenden Substanz zuerst an der Peripherie in mehr oder minder stark in die Höhlung vorspringenden Schichten (Taf. X Fig. 12, 15, 16), welche allmälig an Dicke zunehmend schliesslich die Kerne und Concretionen (wie in Fig. 11) eng umschliessen. Ausser den ihrer Samenbüschel entleerten Ampullen erfährt aber auch ein Theil der Samencanälchen die gleiche Umbildung. In Taf. X Fig. 14 habe ich den Querschnitt eines solchen abgebildet, in welchem die Epithelzellen noch in ihrer regelmässig radiären Anordnung um das Lumen desselben stehen, trotzdem aber schon von einer ziemlich dicken Schicht derselben eigenthümlichen Masse umgeben sind, wie sie in den verödenden Ampullen auftritt. Bei noch stärkerer Ablagerung derselben werden die Kerne, die am längsten bestehen bleiben, in grösserer Zahl, als gewöhnlich in den Ampullen der Fall ist, in einen engen Hohlraum zusammengedrängt (Taf. X Fig. 13). Es degeneriren indessen durchaus nicht alle Samencanälchen; sehr viele behalten ihre typische Structur bei und erhalten die Verbindung mit den noch jungen entwicklungsfähigen Ampullen des um die Vorkeimfalte sich lagernden Hodenkernes aufrecht. Hie und da findet man auch im Epithel scheinbar gesunder Samencanälchen gelbliche körnige Concretionen; ganz gleiche treten sehr häufig auch im Epithel der äusseren Hodenfläche auf. Dies letztere besteht aus cylindrischen Zellen, welche in mehrfacher Schichtung übereinander liegen. In der Nähe der Vorkeimfalte liegen die jüngsten Ampullen, in ihr selbst Zellenschläuche ganz unregelmässiger Gestalt, in welchen dieselben zwei Zellformen zu erkennen sind, wie ich sie oben auch für denselben Theil im Hoden von Scymnus lichia angegeben habe.

Bei beiden Arten fallen also die ältesten Ampullen nach der Entleerung ihrer Samenkörperchen einer ganz gleichartigen Verödung anheim, deren endliches Product die glänzenden Körper sind, welche ich als Pseudozellen bezeichnete und welche man, wären nur ihre Endglieder bekannt, ohne allen Zweifel als dem Stroma selbst angehörige eigenthümliche Stromazellen ansehen würde. Dass sie indessen keine solchen sein können, beweist nicht blos die oben geschilderte Entstehungsweise, sondern auch, dass neben ihnen und ohne alle Uebergänge zu ihnen bei beiden Arten die gleichen Stromazellen vorkommen, wie ich sie in dem Capitel über die allgemeine Structur der Geschlechtsfalte und das epigonale Organ näher geschildert habe. Die Verödung selbst geht in beiden Arten in gleicher Weise vor sich. Die Deckzellen der Ampullen, welche nicht mit den Samenkörperchen in die Samencanälchen vorgetrieben werden, lösen

sich allmälig von der Wand der Ampulle ab und gleichzeitig auf; ihre Kerne werden frei und auch diese verschwinden in dem Masse, wie die glänzende Rindenschicht an Dicke zunimmt und ein gelbliches Concrement im Innern auftritt; schliesslich geht selbst der letzte Kern der Pseudozelle und die Concretion verloren, dann erscheint sie in Form eines durchweg gleichartigen wachsglänzenden structurlosen Körpers. Gleichzeitig mit dieser Verwandlung hat eine allmälige sehr bedeutende Verminderung des Volumen's derselben stattgefunden.

II b. Die centrale Zone reifender Ampullen. Scyllium canicula. Zwei in voller Brunst befindliche Thiere wurden untersucht. Die Hoden (Taf. VI Fig. 1 t.) sind cylindrisch, 1,3 — 1,5 ctm. im Durchmesser und 10 — 11ctm. lang. Die Vorkeimfalte ist äusserlich als schmaler, fast der ganzen Länge nach herabziehender Streif kenntlich, im Grunde aber doch eingesenkt; sie nimmt wie immer die äussere Fläche des Hodens ein.

Zunächst dieser Vorkeimfalte liegen, wie sonst, die jüngsten und kleinsten Hodenampullen von 0,07mm. Durchmesser, ganz äusserlich die ältesten, welche reife Samenbüschel enthalten. Umgeben sind diese von einer an der Basis des Hodens ziemlich starken Stromazellenschicht, welche als Trägerin der Samencanälchen theils die Ampullenzone äusserlich umfasst, theils in feinen unregelmässigen Zügen in diese selbst eindringt. Zwischen dem peripherischen Hodennetz und den ältesten Hodenampullen liegen ganz dünne zerstreute Fetzen von theilweise verödeten Follikeln; aber es fehlten die charakteristischen Pseudozellen vollständig.

Die älteren mit deutlichen Samenbüscheln versehenen Ampullen lassen zweierlei Formen erkennen. Den jüngeren, aber nicht kleineren Ampullen, in welchen nur in Umwandlung begriffene Samenbildungszellen, aber noch keine Zoospermenbüschel liegen, zunächst finden sich meist runde Follikel von 0,28—0,30mm. Durchmesser, deren Zoospermenbüschel ungemein regelmässig concentrisch geordnet mit den langgestreckten etwas welligen Köpfen von 0,06mm. Länge nach aussen, mit den Schwänzen in die Höhlung der Ampulle eintreten. Der Schwanz jedes Büschels (Taf. X Fig. 5, 7) ist in seiner äusseren Hälfte deutlich gestreift, in der inneren scheinbar homogen, im Ganzen 0,08mm. lang; er färbt sich namentlich in Haematoxylin viel weniger intensiv, als die Köpfe der Zoospermen. Diese letzteren sind im Ganzen (Taf. X Fig. 5, 7) 0,14mm. lang; sie bilden einen nicht ganz regelmässig prismatischen Büschel von etwa 0,02mm. Durchmesser, in welchem leicht ungefähr 60 Zoospermen zu zählen sind. Namentlich deutlich nach aussen zu scheinen sie von einer körnigen Hülle umgeben

zu sein, welche an der Follikelwand in die schon von *Hallmann* beschriebenen körnigen Zellen übergeht. Der Kern dieser letzteren, die ich Deckzellen nennen will, ist gross, oval und liegt ganz regelmässig zwischen dem Vorderende des Zoospermenbüschels und der Innenwand der Ampulle (Taf. X Fig. 5, 7). Betrachtet man eine unverletzte Ampulle von oben her, so sieht man (Taf. X Fig. 9), dass die Büschel der Samenkörperchen fast ganz genau in der Mitte jeder Zelle liegen; den Kern der letzteren erkennt man aber nur schwer, da die durch Haematoxylin sehr dunkel gefärbten Samenkörperchen ebenso viel Raum der Oberfläche einnehmen, wie jener.

Die nach aussen hin auf die eben beschriebenen folgenden Ampullen zeigen eine allmälig nach aussen fortschreitende Veränderung der Lagerung der Zoospermenbüschel. Die Zoospermen derselben legen sich dichter aneinander, sodass ihr vorderes Ende (Taf. X Fig. 6, 8) nur etwa den 5ten —6ten Theil des Raumes einnimmt, wie vorher; gleichzeitig sind die Köpfe seitlich am Kern der Deckzelle vorbei bis hart an die Ampullenwand herangetreten; es liegen somit die Zoospermenbüschel nicht mehr central in der Deckzelle sondern seitlich abgerückt, auch der Kern ist etwas zur Seite getreten, sodass er nun sehr deutlich neben jenen zu erkennen ist (Taf. X Fig. 10), wenn man die äussere Oberfläche einer unverletzten Ampulle einstellt. Schraubt man dann die Linse etwas tiefer, so sieht man durch den Kern hindurch noch einen zweiten scharfgerandeten Körper, (Taf. X Fig 10, 8, 6 x.) welcher neben dem Zoospermenbüschel liegt und ganz den Eindruck eines Kernes macht. Dieser Körper ist zuerst klein und rundlich; er tritt erst dann auf, wenn die Samenbüschel aus ihrer centralen Lage gegen die Deckzelle herauszurücken anfangen und er erreicht seine grösste Länge und Dicke (Taf. X Fig. 8 x.) erst, wenn jene so vollständig zur Seite geschoben sind, dass sie nun nicht mehr in einer Deckzelle, sondern zwischen je zweien zu liegen scheinen. Sie liegen immer ganz regelmässig an derselben Seite, wie der Kern; sie sind, wie dieser, umgeben von der gleichen Körnchensubstanz; sie bilden eine sehr regelmässige Zone, (Taf. X Fig. 8 x.) etwa in der Mitte des Kopftheils der Samenbüschel; sie färben sich weder in Carmin noch in Haematoxylin; in Essigsäure lösen sie sich so wenig wie in Aether oder Terpentin; es können also auch keine Fettkügelchen sein. Die grosse Regelmässigkeit ihrer Gestalt und Anordnung, wie ihres ersten Auftretens in fast reifen Ampullen lässt annehmen, dass sie in irgend einer Weise mit der letzten Ausbildung oder vielleicht der Ablösung der Samenbüschel aus der sie haltenden Deckzelle in Verbindung stehen; ihre Rolle in exacter Weise und endgültig zu bestimmen, dürfte indessen eine kaum zu lösende

Aufgabe sein. Soviel nur steht fest, dass ihre Bedeutung eine sehr rasch vorübergehende sein muss; sie rücken zwar bei der Abstossung der Samenbüschel weiter gegen das Lumen der Ampulle zu und bleiben, wenn diese leer geworden ist, noch eine Zeitlang am unteren Ende der körnigen Deckzelle liegen, aber sie gehen rasch zu Grunde, während die Deckzellen mit ihrem grossen Kern oft noch sehr regelmässig angeordnet in solchen entleerten Ampullen längere Zeit unverändert liegen bleiben. Dann sieht man auch, dass diese körnigen Deckzellen conisch und eben so lang oder etwas länger sind, als der Kopftheil der Samenbüschel. Nach der Entleerung der Samenbüschel, oder wohl in Folge derselben, tritt eine bedeutende Abnahme des Volumens der Ampullen ein; kurze Zeit noch bleiben die körnigen Deckzellen in ihrer natürlichen Lage, dann aber lösen sie sich ab, fallen unter Auflösung ihrer Körnchensubstanz in die Höhlung, wo nun die grossen Kerne nur von gering entwickeltem Zellendetritus zusammengehalten eine Zeitlang liegen bleiben. Die Art der Verödung war an den beiden mir zu Gebote stehenden Hoden nicht zu constatiren; sehr wahrscheinlich wird sie nur wenig von dem oben beschriebenen Verödungsvorgang der Ampullen von Scymnus und Squatina abweichen.

Die Untersuchung der Entstehung der Samenbüschel aus den Samenbildungszellen (Spermatoblasten) war hier ziemlich leicht, wahrscheinlich wegen des vortrefflichen Erhaltungszustandes der Hoden. Die Zone der für die nächste Brunst reifenden oder schon gereiften Ampullen ist gegen die der jüngsten nicht gerade sehr scharf abgesetzt, indessen doch im Allgemeinen so bestimmt charakterisirt, dass es nothwendig ist, sie auseinanderzuhalten. In der nachher zu besprechenden Zone ganz junger Ampullen geht nemlich — wie ich hier vorgreifend bemerken muss — die Ausbildung der Spermatoblastzellen und zwar ganz ausschliesslich ihrer Zahl nach vor sich; während in der hier allein in Betracht zu ziehenden Schicht die Umbildung der sehr charakteristischen Kerne jener Spermatoblastzellen in die eigentlichen Samenkörper erfolgt.

Die Ampullen, in welchen die ausgebildeten Zoospermenbüschel direct gegen den ovalen Kern der Deckzelle herantreten, haben im Mittel einen Durchmesser von 0,35—0,40$^{mm.}$; sie sind bald polyedrisch, bald fast kugelrund. Auf diese folgt gegen die Vorkeimfalte hin, eine Lage noch grösserer Ampullen, in welchen bald mehr, bald minder regelmässig die verschiedensten Ausbildungsstadien der Zoospermenbüschel in demselben Schnitte neben einander liegen. Die grössten derselben, 0,4—0,44$^{mm.}$ im Durchmesser, sind den Entwicklungsstadien der Zoospermen nach die jüngsten und zugleich grenzen sie hart an die Ampullen der nächsten Zone,

in welcher nur die Ausbildung der eigentlichen Spermatoblastzellen vor sich geht.

Den Ampullen mit graden Zoospermbüscheln folgen zunächst solche mit bauschig aufgetriebenen (s. Taf. XI Fig. 7), aber sonst ebenso gelagerten viel kürzeren Büscheln; d. h. die sich in Carmin und Haematoxylin sehr stark färbenden Kopftheile der Zoospermenbüschel sind in diesen Ampullen (Taf. XI Fig. 17 a) sehr viel kürzer, als in den nächst älteren der vorhergehenden Schicht. Sie treten, wie vorhin, mit ihren Kopfenden auf den Kern der Deckzelle zu, nach innen verlängern sie sich in einen äusseren faserigen Theil und einen inneren ziemlich homogenen Schwanz. Umhüllt ist der bauschige und in einen dicken Faden ausgezogene Zoospermbüschel von einer körnigen Schicht, welche aussen in die körnige Substanz der Deckzelle, hinten in den Schwanz übergeht. Auf der Oberfläche einer solchen Ampulle sieht man die Deckzellen deutlich polygonal gegen einander abgegränzt; ihr mittlerer Flächendurchmesser entspricht genau dem der Deckzellen in den jüngeren der vorhergehend geschilderten äusseren Lage.

Weiter gegen die Vorkeimfalte zu folgen auf diese Ampullen mit bauschigen Spermatozoenbüscheln solche (Taf. XI Fig. 14 b), in denen kleine, schwach Sförmig gebogene Stäbchen regellos innerhalb bestimmter schmaler Bezirke angeordnet sind. Der Inhalt jeder Ampulle ist dann durch radial gestellte Kegel gebildet, deren breitere Basis aussen an der Follikelwand ansitzt und der Breite der Deckzelle entspricht, deren Spitze in das Lumen des Follikels hineinsieht. Aussen an der Basis liegt der Kern der Deckzelle; diese geht ohne alle Unterbrechung (s. Taf. XI Fig. 14) in den conischen Schlauch über, welcher die kleinen Stäbchen — Ausbildungsstadien der Zoospermen — umhüllt. Aber über diese Zone der werdenden Samenkörperchen, welche im Mittel 0,04^{mm}. dick ist, verlängert sich der Körper des conischen Schlauches oder die Verlängerung der Deckzelle noch um ein gutes Theil weiter in das Lumen der Ampulle hinein. Jedes der kleinen geschwungenen Stäbchen ist von einer deutlichen Zellmembran umschlossen (Taf. XI Fig. 18 b); der Durchmesser der letzteren ist etwa 0,010^{mm}.

Noch weiter gegen die Vorkeimfalte zu verändern sich der Kern der Deckzelle, diese selbst und der von ihr ausgehende conische Schlauch nur wenig; es behält der letztere namentlich überall die gleiche Länge, die Deckzelle auch ihren mittleren Durchmesser bei. Dagegen liegen jetzt statt der in Bläschen eingeschlossenen kleinen Stäbchen eine ebenso grosse Anzahl von mehr oder minder unregelmässig gestreckten Kernen in Zellen,

deren Durchmesser von $0{,}011^{mm.}$ ein wenig grösser ist, als derjenige der Bläschen, in welchen die zu Zoospermen sich umbildenden Stäbchen liegen. Ihre Zahl ist annähernd dieselbe, wie in den nächstälteren Ampullen; aber sie nehmen einen grösseren Raum (Taf. XI Fig. 14 a) in dem conischen Schlauch der Deckzelle ein; sie bilden hier schon eine Zone von $0{,}07^{mm.}$ Länge, während das Schwanzende dem entsprechend kürzer geworden ist. Noch weiter hin werden die unregelmässigen Kerne der im conischen Deckzellenschlauch eingeschlossenen Zellen rundlich, ohne sich stark zu vergrössern; die von ihnen eingenommene Zone des conischen Schlauches ist abermals länger geworden; von da an werden auch diese runden Kerne der im Schlauch eingeschlossenen Spermatoblastzellen grösser und zugleich lockerer, körniger, bis endlich in den jüngsten aber grössten Ampullen von über $0{,}4^{mm.}$ Durchmesser die einzelnen (Taf. XI Fig. 20) radiär gestellten Deckzellenschläuche gänzlich erfüllt sind von 3—4 unregelmässigen Reihen von $0{,}013^{mm.}$ grossen Spermatoblastzellen mit $0{,}009^{mm.}$ grossen, rundlichen körnigen Kernen; sie selbst laufen am centralen Ende in einen ganz kurzen conischen Zapfen aus (s. Taf. XI Fig. 20), welcher nichts andres sein kann, als der Rest einer für den ganzen Vorgang der Samenbildung ungemein wichtigen Zelle, welche weiter unten besprochen werden wird. Diese letzteren Ampullen gehören übrigens ebensosehr der hier besprochenen, wie der nächstfolgenden Zone an; eine scharfe Gränze ist hier so wenig, wie in den meisten Fällen zu ziehen, nur bei Acanthias und Mustelus habe ich gefunden, dass beide Zonen ziemlich scharf von einander geschieden waren. Dann gehörten aber freilich die Deckzellenschläuche mit den Spermatoblastzellen, deren Kerne rundlich und körnig waren, fast ganz der nächst jüngeren Zone an. Bei Scyllium canicula liess sich durch Isolirung solcher conischen Deckzellenschläuche feststellen, dass die Zahl der in ihnen vorhandenen grosskernigen, kleinkernigen und stäbchenkernigen Spermatoblasten so ziemlich übereinstimmt; sie schwankt zwischen 50 und 60.

Es stellt sich hiernach der Entwickelungsgang der Zoospermen innerhalb dieser Zone in folgender Weise dar. An der Grenze gegen die Vorkeimfalte zu liegen grosse Ampullen mit körnigen conischen Deckzellenschläuchen; in diesen eingeschlossen 50—60 Spermatoblastzellen mit rundlichen körnigen Kernen. Diese verlieren ihre Körnchenstructur, werden stark glänzend und allmälig kleiner (s. Taf. XI Fig. 14, 18 und 20). Dann nehmen die Spermatoblastkerne eine etwas eingedrückte Gestalt, dann die Stäbchenform an; gleich darauf ziehen sich diese in die Länge, krümmen sich, werden dünner und gruppiren sich nun in immer kürzer werdenden Zonen innerhalb der Deckzelle, während diese ihre

Grösse, Gestalt und Länge beibehält. Unter schwacher Längsstreckung legen sich erst die jungen Zoospermen bauschig geordnet aneinander, dann strecken sie sich immer mehr in die Länge und werden dabei immer gerader, bis schliesslich ein Büschel von etwa 50—60 fast ganz geraden Zoospermen mit gewundenem Schwanzanhang senkrecht auf den Kern der Deckzelle zutritt und mit dem Vorderende hart an diesen herantritt.

Der Kopf der Spermatozoen geht ganz zweifellos hervor aus den Kernen der Spermatoblastzellen; er färbt sich, wie alle Kerne, ausnehmend intensiv in Haematoxylin und anderen Färbemitteln. Wie aber der Schwanz entsteht, blieb mir unklar; wahrscheinlich nur durch die auswachsende Zelle. Bei dem geringen Interesse, das mir dieser Punct für allgemeinere Fragen wenigstens zunächst zu haben scheint, hielt ich es für überflüssig, viel Zeit an die Untersuchung desselben zu verschwenden.

Bei *Acanthias vulgaris* scheinen die Verhältnisse im Allgemeinen ganz ebenso, wie bei Scyllium zu sein. Der Hode ist cylindrisch, 8—9$^{\text{ctm.}}$ lang und 1,2—1,5^{ctm} im Durchmesser; an seiner Aussenfläche läuft fast der ganzen Hodenlänge nach die Ureierfalte als ein äusserlich bemerkbarer schmaler und flacher Streif entlang, ist aber trotzdem tief in die Hodensubstanz eingesenkt. Der Erhaltungszustand gestattete nicht die Untersuchung der Entwickelung der Zoospermen; die Schichtfolge, der in verschiedenen Entwicklungsstadien sich befindenden Ampullen, war dieselbe wie bei den anderen Gattungen. Zunächst der Vorkeimfalte war eine Zone junger Follikel von 0,1—0,2$^{\text{mm.}}$ Durchmesser ziemlich scharf durch von aussen eintretende Bindegewebsbündel von der zweiten viel grösseren Zone reifer Ampullen mit ausgebildeten Zoospermenbüscheln abgesetzt. Diese letzteren hatten einen Durchmesser von 0,30—0,45$^{\text{mm.}}$. Zu äusserst in der Basis des Hodens lagen eine Anzahl schon entleerter und in der Umwandlung begriffener Ampullen; in Taf. X Fig. 4 habe ich eine grade im Ausstossen ihrer Zoospermenbüschel begriffene Ampulle abgebildet. Die Verbindung, die hier zweifellos zwischen der Höhlung der Ampulle und derjenigen des dünnen Samenganges besteht, ist nur eine vorübergehende: ursprünglich sind die Ampullen, wie schon *Hallmann* richtig angegeben hat, gänzlich geschlossen und ebenso schliessen sie sich wieder nach der Austreibung der Zoospermen und lösen sich dann meist gänzlich von ihren Samengängen ab. Wie bei Scyllium etc. bleiben die Deckzellen in diesen Ampullen liegen, um in ihnen allmälig zu zerfallen und resorbirt zu werden. Es ist wahrscheinlich, indessen nicht zweifellos, dass diese in Rückbildung begriffenen Ampullen sich noch theilen können, wodurch gleichzeitig mit dem durch die Austreibung des Samens bedingten

Schwund eine rasche und starke Volumverminderung bewirkt werden mag. Vor der Entleerung der Samenbüschel gehen in den reifen Ampullen dieselben Veränderungen in der Lagerung der Theile vor sich, wie ich sie bei Scyllium beschrieben. Ursprünglich stehen die Zoospermenbüschel genau im Centrum der polygonalen etwa 0,02—0,024$^{mm.}$ im mittleren Durchmesser grossen Deckzellen, von der Ampullenwand getrennt durch die rundlich-ovalen 0,015$^{mm.}$ grossen Kerne. Diese werden zur Seite gedrängt, die Zoospermenbüschel rücken mit ihren Köpfen hart an die Ampullenwand heran und scheinen schliesslich ganz und gar zwischen den stark verlängerten körnigen Deckzellen zu liegen. Es konnte leider nicht mehr entschieden werden, ob auch hier seitlich dieselben glänzenden ovalen Körper auftreten, wie sie bei Scyllium gefunden wurden; sind sie vorhanden, so sind sie jedesfalls viel kleiner, als dort.

Bei einem jungen *Centrophorus granulosus* (Taf. VI Fig. 4) von 23$^{ctm.}$ Thoraxlänge hatten die beiden Hoden eine Länge von fast 4$^{ctm.}$; sie waren seitlich schwach zusammengedrückt, mit einer am Unterrande verlaufenden vorn schwach beginnenden nach hinten sich immer mehr absetzenden Vorkeimfalte, welche fast gleichzeitig mit dem eigentlichen schon ausgebildete Zoospermampullen enthaltenden Hoden aufhört, obgleich sie sich in die freie Kante des hinteren Theils des Mesorchiums fortzusetzen scheint. Die Höhe des Hodens ist überall so ziemlich gleich. Auf dem Durchschnitt (Taf. XI Fig. 16 b) ist vorn die 0,4$^{mm.}$ hohe Ureierfalte nur schwach äusserlich vom eigentlichen Hodenumfang abgesetzt, hinten ist sie eine 1,2$^{mm.}$ hohe, schmale und scharf vom Hoden abstehende Falte (Taf. XI Fig. 16 a). Von dem Hoden ist sie überall durch querverlaufende Bindegewebsbündel ziemlich scharf getrennt, obgleich die in ihr liegenden Vorkeimketten mit den im ventralen Theil des Hodens liegenden primitiven Ampullen in directer Verbindung stehen. Durch diese Verbindungsstellen ist eben jene Querscheidewand, welche das Stroma des eigentlichen Hodens von dem der Vorkeimfalte trennt, unterbrochen. Die Structur der eigentlichen Hodensubstanz ist ganz wie bei den anderen Arten. Zunächst der Vorkeimfalte liegt eine äussere Zone kleiner Ampullen, die einen im Mittel reichlich 3 mal so kleinen Durchmesser haben, als die ausgewachsenen Ampullen der zweiten basalen Zone mit ganz reifen Zoospermen. Diese nimmt den grössten Theil der Hodensubstanz ein. Die der ersten Zone unreifer Ampullen benachbarten Follikel enthalten nur Bildungszellen von Samenkörperchen; sie haben im Mittel einen Durchmesser von 0,2$^{mm.}$ Dann folgen gegen die Hodenbasis zu ovale Ampullen von 0,2$^{mm.}$ längstem und 0,15$^{mm.}$ kürzestem Durchmesser mit Zoospermen in Bildung oder schon reif zum Austreten; nach dem Entleeren ziehen

sich die Ampullen sehr rasch zusammen, die kleinsten wenig zahlreichen und hart am Mesorchium liegenden haben nur noch einen längsten Durchmesser von 0,1$^{mm.}$ bei 0,07$^{mm.}$ kürzerem. Dass dies wirklich Hodenampullen waren, bewies der allmälige Uebergang in solche, vor Allem aber die Anwesenheit von ebenso grossen Kernen innerhalb schwach entwickelter körniger Substanz, wie sie (von 0.015$^{mm.}$ Durchmesser) in allen Deckzellen der Ampullen der zweiten reifen Zone des Hodens leicht zu erkennen waren. Die bei Scyllium aufgefundenen ovalen Körper schienen hier zu fehlen, sonst aber war die Uebereinstimmung in Bezug auf das Lagerungsverhältniss der Zoospermenbüschel zu den Deckzellen der Ampullen eine vollständige Eine Verödung der entleerten Hodenfollikel hatte noch nicht begonnen.

Chimaera monstrosa stimmt in Bezug auf die histologischen Verhältnisse durchaus mit Acanthias und Scyllium überein; auch hier werden die Deckzellen der Ampullen und ihre Zoospermenbüschel von den gleichen Lageveränderungen betroffen, wie ich sie dort ausführlich geschildert habe. Die Deckzellen sind polygonal und ebenso gross, wie bei Acanthias und Scyllium, ihre Kerne oval, 0,015$^{mm.}$ lang. An der Hodenbasis lagen eine Anzahl degenerirter Ampullen; ihre Umänderung war jedoch keine so vollständige geworden, wie bei Squatina und Scymnus. Sehr abweichend ist indessen Gestalt und Lagerung der Vorkeimfalte. Der Hode selbst ist nierenförmig, 2,9$^{ctm.}$ lang, schwach plattgedrückt[1]); an seiner Aussenfläche bildet die Vorkeimfalte einen flachen Bogen; sie springt in der Mitte desselben mit einem Zipfel stark vor (Taf. XI Fig. 4 pro.), verliert sich hinten rasch auf der Hodenfläche, nach vorn aber setzt sie sich in eine vom Hoden abtretende und in das Vorderende der Genitalfalte übergehende Lamelle fort. Gegen die jüngsten Ampullen der centralen Hodenmasse ist der eingesenkte Theil dieser Ureierfalte durch concentrische sie umgebende Bindegewebszüge ebenso abgesetzt, wie bei allen anderen Gattungen.

Von Rochen habe ich nur *Torpedo ocellata* genauer untersuchen können. Der Hode ist eiförmig, platt, die Ureierfalte kurz und flach, kaum halb so lang wie jener und sie gehört gänzlich der Aussenfläche an. Histologisch sind die Verhältnisse genau, wie bei den andern Gattungen; auch die Grösse der einzelnen Elemente — der Deckzellen etc. — stimmt so ziemlich. An der Basis des Hodens war keine Schicht dege-

---

[1]) s. *Leydig*, Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. *Müller*'s Archiv 1851 p. 241 Taf. X Fig. 7.

nerirender Ampullen zu bemerken, obgleich reife Zoospermenbüschel in den äusserlichsten Follikeln lagen. Das Thier befand sich also offenbar eben vor der ersten Brunst.

Ganz ähnlich verhält sich *Temera Hardwickii*; der eiförmige Hode ist 10mm. lang, 5mm. breit; die Ureierfalte kurz und vollständig der Aussenseite angehörend.

Nach *Vogt*, *Pappenheim* und *Hallmann* sind die Hoden anderer Rochen (Raja) stark plattgedrückt, dem Eierstock ähnlich.

Die hier mitgetheilten Thatsachen zeigen im Verein mit den im ersten Abschnitt angegebenen, dass bei jeder Brunst eine gewisse Anzahl von Ampullen und zwar die der Basis des Hodens und dem rete vasculosum zunächst liegenden entleert werden, um dann zu veröden; durch die in der darauffolgenden Brunst sich neu ausbildenden Ampullen werden jene immer mehr nach aussen und gegen die Basis hin gedrängt, gerathen so zum Theil zwischen das Hodennetz und bilden eine Schicht von zellenähnlichen Gebilden, die in ihrer Dicke mit dem Alter des Thieres zunimmt. Es sind also jedesmal neue Ampullen, welche bei Wiederholung der Brunst die Bereitung von Zoospermen zu übernehmen haben; dies aber setzt auch eine Stätte für die Umbildung junger Ampullen voraus, da die Zahl der halbausgebildeten Reservefollikel im Hoden eines in erster Brunst befindlichen Thieres höchstens noch für eine zweite genügen würde. Die Richtung, in welcher die verschiedenen Umbildungsstadien eines und desselben Hodens auf einander folgen, deutet auch schon recht scharf die Ursprungsstätte der Ampullen an: es ist die Vorkeimfalte, gegen welche heran immer die jüngsten Ampullen treten, um sich in diese hinein in sehr eigenthümlich gebaute Zellenschläuche fortzusetzen. Die Untersuchung dieser letzteren wird uns später den Beweis liefern, dass es in der That die zelligen Schläuche oder Zellenketten der Vorkeimfalte sind, in denen wir die Ursprungsstätte der bei jeder erneuten Brunst zum Ersatz vorrückenden Ampullen zu sehen haben.

Die Entwickelung der Zoospermen und Ampullen der Plagiostomen ist bereits einige Male Gegenstand der Untersuchung gewesen. Zuerst hat *Hallmann* [1]) hierüber berichtet. Er beschreibt verästelte Canälchen, an deren Enden, wie auf Stielen, theils runde grössere, theils ovale kleinere Bläschen sitzen; jene sind gegen den Stiel hin, der ein Lumen hat, gänzlich geschlossen; sie haben ein deutliches Epithelium; die Samenbüschel,

---

1) *E. Hallmann*, Ueber den Bau des Hodens und die Entwickelung der Samenthiere der Rochen. *Müller*'s Archiv 1840 p. 467 Taf. XV Fig. 1—6.

deren Entstehung er nicht verfolgt, liegen in grossen Zellen (l c. Taf. X Fig. 4); als frühere Bildungsstadien der letzteren sieht er Zellen an, in welchen mehrere grosse und eigenthümlich gekörnte Zellen liegen (l. c. Fig. 3 e, f). Seine Epithelialzellen sind offenbar die von mir sogenannten Deckzellen der Ampullen; die Vorkeimfalte ist ihm gänzlich entgangen. *Lallemand* giebt 1841[1]) eine sehr ungenügende Beschreibung, die weit hinter der *Hallmann*'schen zurücksteht. *Vogt* und *Pappenheim*[2]) geben den Endblasen zuerst den Namen Ampullen. Sie finden, wie *Hallmann*, aussen eine kreidige Schicht (substance crayeuse) von ovalen und kleineren Ampullen, welche sich viel directer mit ihrem Stiel verbinden, wie die kugeligen; sie sehen gleichfalls das polygonale Epithelium der Ampulle; sie haben endlich die grosse Regelmässigkeit der radialen Anordnung der Samenbüschel schon bemerkt. Ihre Beschreibung der Entstehung der Ampullen aus der kreidigen Substanz des Hodens (d. h. dem Stroma?) ist mir indessen völlig unverständlich; sie haben, wie alle andern Beobachter, die Vorkeimfalte übersehen, die Zuwachslinie der jungen Ampullen nicht gekannt, also auch über die Bildungsweise derselben nicht in's Klare kommen können. *Bruch*[3]) endlich bringt nichts Neues. Seine Abbildungen sind indessen besser, als die von *Hallmann* und *Lallemand*; er opponirt *Vogt* und *Pappenheim* in Bezug auf die Entstehung der Ampullen aus ihrer „substance crayeuse" und bezeichnet diese vielleicht mit Recht als Stroma des Hodens; aber auch ihm entgeht die Vorkeimfalte und damit fehlt ihm, wie allen andern Beobachtern, das eigentliche Verständniss vom Wachsthum und Entstehung der Hodenampullen.

II c. Die Zone junger (für die zweite Brunst bestimmter?) Ampullen. Oxyrhina glauca. Nur ein junges männliches Exemplar von reichlich 1 Meter Länge konnte untersucht werden. Die ganze Genitalfalte, in welcher der Hode äusserlich gar nicht zu erkennen war, wurde in einem Gemisch von Chromsäure und Osmiumsäure erhärtet; sie ist $20^{ctm.}$ lang, fast so lang, wie der Thorax mit sehr stark entwickeltem epigonalen Organ und im Mittel überall $1{,}5^{ctm.}$ hoch und sehr dick; vorne stossen beide Genitalfalten in der Mittellinie an einander an, sodass (wie bei Galeus) das

---

1) *Lallemand*, Observations sur le développement des Zoospermes de la Raie. Ann. d. Sc. Nat. 3 Ser. T. XV. 1841 p. 257 Pl. 10.

2) *Vogt* und *Pappenheim*, Recherches sur l'anatomie comparée des Organes de la génération chez les Animaux vertébrés. Ann. d. Sc. 4. Ser. Taf. XII 1859 p. 100—107.

3) l. c. pag. 19 sqq. Pl. III

Mesenterium hier unterbrochen wird, im hinteren Dritttheil vereinigen sie sich auch in der Mittellinie vollständig. Das epigonale Organ geht nach vorn direct in das Stroma des Hodens über; der letztere ist mit seiner Vorkeimfalte so vollständig in jenes eingesenkt, dass äusserlich keine Spur weder des Hodens, noch der Vorkeimfalte zu bemerken ist.

Der eigentliche Hode, d. h. die Zone der ausgebildeten Ampullen bildet am vorderen Ende der ungefähr $1{,}5^{\mathrm{ctm.}}$ hohen und ziemlich dicken Genitalfalte einen etwa $2{,}5^{\mathrm{ctm.}}$ langen, ovalen, ganz in das Stroma eingesenkten Körper (Taf. XI Fig. 7), dessen äusserer Fläche die kleine Vorkeimfalte hart anliegt (Taf. XI Fig. 7 pro.). Von dieser Masse aus gehen stellenweise unregelmässig geformte Samencanälchen durch die Stromazellenschicht hindurch auf einen in der dicken Hodenbasis liegenden Längscanal zu (Taf. XI Fig. 7 c), den ich hier als Centralcanal des Hodennetzes bezeichnen will. Dieser Centralcanal verlängert sich über das hinten abgerundete Ende der eigentlichen Hodenampullenzone noch $1{,}5^{\mathrm{ctm.}}$ weit hinaus; ebenso weit erstreckt sich auch die Vorkeimfalte in dem epigonalen Organ nach hinten, ohne jemals (wie bei anderen Arten) an ihrem hinteren Ende an die freie Kante der Genitalfalte heranzutreten. Sie bleibt hier also überall eine vollständig eingesenkte. Gleichzeitig ist der Centralcanal des Hodennetzes viel näher an die Vorkeimfalte herangerückt (Taf. XI Fig. 11 c). Obgleich nun die Vorkeimfalte hier, wie immer, der Ort ist, von welchem aus die Erzeugung der eigentlichen Hodenampullen vor sich geht, so hat sie in diesem hinteren Theile doch noch keine solchen aus sich hervorgebildet, sondern nur die Anlage dazu. Da aber die Ausbildung der Theile der Vorkeimfalte, aus welchen die jüngsten Ampullen hervorgehen, in directester Beziehung steht zu der Entstehung und Umbildung der Vorkeimfalte selbst, so kann die Structur dieses hinteren Hodenabschnittes, welchem ausgebildete Follikel gänzlich fehlen, erst im zweiten entwickelungsgeschichtlichen Abschnitt geschildert werden.

Im vorderen eigentlichen Hodenabschnitt bilden die jüngsten Hodenampullen verschieden grosse Drüsentrauben, welche in ihrer Längsrichtung meistens concentrisch auf die Vorkeimfalte zustreben (Taf. XI Fig. 8 a) und um diese etwas mehr als einen Halbkreis bilden. Die der Kreisfaserschicht der Vorkeimfalte zunächst liegenden Primitiv-Ampullen sind die jüngsten und kleinsten; sie haben durchschnittlich einen Durchmesser von $0{,}037^{\mathrm{mm.}}$ In diesen befinden sich (Taf. XI Fig. 13 α) zweierlei Sorten von Zellen. Eine grosse mit körnigem runden Kern versehene Zelle liegt an der einen Seite der Primitivampulle; die übrige Hälfte ist eingenommen von kleineren nur schwer darstellbaren Zellen mit sehr intensiv sich färbenden und länglich unregelmässigen Kernen ohne deutliche Körnelung. Jene grösseren

will ich die Körnchenzellen der sich bildenden Ampullen nennen. Die Zahl dieser (in einem grössten Kreisdurchschnitt liegenden) Körnchenzellen ist im nächsten Stadium (Taf. XI Fig. 13 β) auf 3 oder 4 gestiegen; ebenso haben sich die Zellen mit länglichen Kernen vermehrt, diese aber schieben sich stellenweise zwischen jene ein und gerathen auch an die Aussenfläche der Ampulle, welche nun einen Durchmesser von 0,052$^{mm.}$ hat. Gleichzeitig beginnt eine Höhlung im Inneren des Follikels aufzutreten; sie entsteht wahrscheinlich durch blosse Ausweitung desselben ohne entsprechendes Wachsthum der einzelnen Zellen; mitunter scheint auch eine central gelegene Zelle hier resorbirt zu werden, in der Regel aber findet sich hier nur ein sternförmiger (Taf. XI Fig. 9, 10) schleimiger Körper, der sich in Haematoxylin fast gar nicht, in Carmin etwas besser färbt. Die Ampullen sind nicht ganz kugelig, sondern schwach birnförmig; gegen das eine Ende zieht sich auch die centrale Höhlung in schwacher Verdünnung aus und mitunter sieht man hier einen soliden Propf von Zellen ansitzen, deren Kerne (Taf. XI Fig. 9) langgestreckt sind und quer auf die Längsaxe desselben gestellt sind. Dieser im Anfang ganz solide Strang ist der Beginn eines Samencanals; sein später auftretendes Lumen ist gegen die Höhlung der Ampulle durch eine oder zwei quer gestellte Zellen abgeschlossen. Dieser Ansatzstelle des späteren Ausführganges des Follikels entsprechen in dem letzteren auch immer etwas kleinere Körnchenzellen und eine grössere Anzahl von Zellen mit länglichen Kernen.

Haben die Ampullen einen Durchmesser von 0,067$^{mm.}$ erreicht, so findet sich schon eine deutliche Anordnung der Zellen in 2 Schichten (s. Taf. XI Fig. 9, 10); zu äusserst lagern sich die schmalkernigen Zellen epithelartig, aber noch unregelmässig, um die das Lumen begränzenden grösseren Körnchenzellen herum; von den letzteren finden sich im grössten Kreisdurchschnitt 7—9. Endlich bei 0,091$^{mm.}$ Durchmesser finden sich inwendig etwa 14—15 grosse Körnchenzellen (im grössten Umkreis) und in sehr regelmässiger Schicht aussen um diese reichlich 30 Zellen mit länglichen Kernen.

Der Uebergang in die nächst grösseren Ampullen von etwa 0,12$^{mm.}$ Durchmesser ist hier unklar geblieben. In diesem Stadium aber fanden sich nicht mehr die grossen centralen Körnchenzellen, statt derselben vielmehr schmale conische mit gleichfalls langgestreckten, körnigen und mitunter abgestutzten Kernen Auf diese folgten dann nach aussen zu 2—3 rundliche Kerne, welche sich sehr stark färbten, in radialer Reihe, die schmalen Kerne waren gänzlich verschwunden und wahrscheinlich in die

runden der äussersten Reihe übergegangen. Ein grösster Kreisschnitt einer solchen Ampulle zeigt also jetzt eine ungemein regelmässige Ringschicht von 2—3 selbst 4 rundlichen radial auf das Centrum der Höhlung zustrebenden Kernen, gegen das Lumen zu von einer einfachen Zone schmalconischer Zellen mit körnig-blassem Kern abgegränzt. Je eine Reihe solcher rundlicher und conischer Kerne ist umschlossen von einer körnigen Substanz, die von den benachbarten Kegeln mehr oder minder scharf abgesetzt erscheint, wenn auch eine die körnige Masse derselben umhüllende Membran durchaus nicht nachzuweisen ist.

Die weitere Umbildung konnte an dieser Art nicht verfolgt werden; dagegen lieferte Scyllium canicula in jeder Beziehung brauchbare Resultate.

Scyllium canicula. An denselben Hoden, deren gröbere Verhältnisse weiter oben geschildert wurden, konnte auch die Entstehung der eigentlichen Spermatoblastzellen und der Samenkörperchen Schritt für Schritt verfolgt werden.

Der Vorkeimfalte zunächst liegen auch hier wieder, zu Trauben zusammengeballt, etwa 0,04$^{mm.}$ im Durchmesser haltende Primitivampullen mit je einer grossen Körnchenzelle und mehreren schmalkernigen Zellen. Während der Follikel wächst, vermehren sich beide Zellformen und es ist wahrscheinlich, dass die Körnchenzellen mit ihren grossen runden Kernen hervorgehen aus einer Umwandlung der schmalkernigen Zellen. Haben die Ampullen einen Durchmesser von 0,05$^{mm.}$ (Taf. XI Fig. 24), so finden sich im grössten Kreisschnitt schon 3—4 Körnchenzellen (Taf. XI Fig. 24 b) und hie und da zwischen ihnen oder auch schon äusserlich die charakteristischen schmalkernigen Zellen; die hier schon vorhandene centrale Höhlung wird jedoch vorzugsweise von jenen begränzt. Haben die Ampullen einen mittleren Durchmesser von 0,07—0,08$^{mm.}$ erreicht (Taf. XI Fig. 23), so ist die Höhlung im grössten Kreisschnitt bereits begränzt von bis zu 16—18 Zellen mit langgestrecktem oder eirundem körnigen Kern, welcher, wie die Uebergangsstufen lehren, hervorgegangen ist aus den ursprünglich runden körnigen Kernen der Körnchenzellen in den Primitivampullen. Es bilden diese Zellen ein mitunter sehr regelmässiges conisches Epithel um die Höhlung herum. Nach aussen von den länglichen gekörnten Kernen liegt eine Zone grosser, runder und ziemlich homogener Kerne, von denen jeder je einem körnig-ovalen inneren Kern entspricht. Trotz aller darauf verwandten Mühe konnte ich nicht entscheiden, ob dieser äussere runde Kern hervorgegangen sei aus den schmalen Kernen der Primitivampullen. Aber dies ist nicht wahrscheinlich; denn auch in diesem Stadium fanden sich noch zwischen den

conischen Zellen mit gekörnten Kernen (Taf. XI Fig. 23) ziemlich häufig die characteristischen schmalen Kerne der früheren Stadien und zwar in einer solchen Lage, dass es schwer verständlich ist, wie sie sich zu den peripherisch gelagerten runden, je einer conischen Epithelzelle entsprechenden Kernen umwandeln sollten. Ich glaube vielmehr, dass jene ausschliesslich zur Vermehrung der Zahl der conischen Epithelzellen dienen, und dass diese dann die runden Kerne der peripherischen Lage in derselben Weise aus sich erzeugen, wie sie auch die grosse Zahl der in den grössten Ampullen dieser Zone liegenden Spermatoblastkerne hervorbringen.

Sind sämmtliche schmalen stark sich färbenden Kerne in der jüngsten Ampulle verschwunden, so hat diese nun eine innere Lage von conischen Epithelzellen mit länglichen gekörnten Kernen, eine äussere mit grossen runden ziemlich homogenen Kernen. Je einer der Letzteren gehört zu einer der ersteren; die sie umgebende Protoplasmamasse hängt unter einander inniger zusammen, als mit den Nachbarn und da sie von diesen durch allerdings sehr feine, aber doch bemerkbare spaltförmige Grenzen geschieden sind, so scheint jeder Follikel zusammengesetzt zu sein aus einer einfachen Lage grosser conischer Zellen mit je 2 Kernen. Die nächst grösseren Ampullen (Taf. XI Fig. 22) lassen die Grenzen der benachbarten Zellen ebenso gut erkennen; aber nun liegen in ihnen schon 2 fast concentrische Reihen von grossen, runden homogenen Kernen, nach innen aber dieselbe Lage von ovalen oder gestreckten körnigen Kernen. Gleichzeitig ist die conische Zelle mit ihren 3 Kernen sehr viel länger geworden, als sie vorhin war. Die Zahl der so radiär und meist sehr regelmässig gestellten runden Kerne nimmt bis auf 6 oder 7 zu, ohne dass dabei die inneren körnigen Kerne verschwinden, obgleich jene aus diesen durch Knospung hervorgehen, wie sich leicht zeigen lässt.

Man bemerkt nemlich sehr leicht schon dann, wenn erst je 2 runde Kerne in einer Reihe liegen (Taf. XI Fig. 22), dass die körnigen Kerne oft sehr ungleich an Länge sind; noch deutlicher wird dies in etwas älteren Ampullen, in welchen 4—5 runde Kerne schon vorhanden sind (Taf. XI Fig. 21, 19). Der eine ist oval (Taf. XI Fig. 19) und aussen stumpf abgerundet, er ragt weit über die benachbarten und aussen stumpf abgestutzten oder selbst etwas ausgehöhlten Kerne hervor. Seine Entfernung von dem zugehörigen innersten runden Kern ist sehr wechselnd, manchmal liegt dieser sogar wie in jenen eingesenkt (Taf. XI Fig. 19 a), ohne nur durch die mindeste Spur von Protoplasma von ihm abgegrenzt zu sein. Diese Bilder scheinen mir zu beweisen, dass der in

That die runden Kerne durch Knospung und Abschnürung vom äusseren Ende der ovalen Kerne entstehen; sie können überhaupt auch gar nicht anders gebildet werden, da Theilungsstadien der runden Kerne selbst niemals vorkommen. Ist dann die Zahl der in einer Reihe aufgereihten Kerne, welche nichts andres sind, als die Kerne der Spermatoblastzellen, bis auf 7 oder 8 etwa gestiegen, so beginnen sie sich innerhalb der beständig wachsenden primären conischen Zelle zu verschieben und in 3—4 unregelmässigen Reihen unter beständiger Vermehrung ihrer Zahl durch fortgesetzten Knospungsprozess von dem körnigen Kern her zu ordnen. Hat endlich die Ampulle einen Durchmesser von reichlich 0,3$^{mm.}$ erreicht (Taf. XI Fig. 20), so liegen nun in je einer conischen Zelle je 50—60 runde Kerne dicht an einander, ausserdem aber ganz aussen hart unter der Follikelwand ein grosser, flacher, körniger und nur schwach sich färbender Kern (Taf. XI Fig. 20), welcher nichts andres ist, als der schon früher besprochene Deckzellenkern. Am centralen Ende (Taf. XI Fig. 20 a) ist der ovale körnige Kern völlig verschwunden, und hier bildet die conische Umhüllungszelle einen kleinen verschieden grossen homogenen Fortsatz. Es scheint sich also der ovale Kern, welcher direct entstanden ist aus den runden körnigen Kernen der primitivsten Follikel (Taf. XI Fig. 12) allmälig zu erschöpfen und aufzulösen bei dem von ihm ausgehenden Knospungsprozess der Spermatoblastkerne.

Von da an vergrössert sich die Ampulle bis auf 0,42—044$^{mm.}$ Durchmesser, ohne dass eine Vermehrung der Zahl der in je einer conischen Zelle enthaltenen Spermatoblastkerne stattfindet.

Diese letzteren sind übrigens gleich von Anfang an umgeben von einer allerdings recht dünnen Schicht von Protoplasma, welche sich von der dem benachbarten Kern zugehörigen deutlich abgränzt, ohne freilich je eine eigentliche Membran zu bilden. Es liegen also innerhalb der primären conischen Mutterzelle, deren primärer Kern der ovale körnige centrale Kern ist, schliesslich eine grosse Menge — bis 60 — Spermatoblastzellen mit rundem Kern, aber ohne Membran. Schon *Hallmann* beschreibt dies, wie oben angegeben, ganz richtig, obgleich er Form, Lagerung und Entstehung der Mutterzelle nicht kennt.

Der einzige mir zweifelhaft gebliebene Punct ist die Enstehung des Deckzellenkerns. Es leidet keinen Zweifel, dass er immer mit der ihn umgebenden körnigen Substanz der conischen Mutterzelle der Spermatoblasten dicht anliegt, eine Grenze zwischen beiden ist nie zu finden und nach der Entleerung der Follikel liegt er ganz unzweifelhaft in der körnigen conischen Zelle selbst. Es liegt daher nahe, ihn durch die Umwandlung

der äussersten Lage der durch Sprossung entstandenen runden Kerne entstanden zu denken und dann würde er morphologisch den Spermatoblastkernen völlig äquivalent sein. Es ist mir indessen niemals gelungen, diese Umwandlung zu beobachten; in Ampullen mit 4 oder 5 runden Kernen habe ich weder solche Deckzellenkerne gesehen, noch auch Vorbereitungen zu einer Veränderung der äussersten Lage bemerkt; in solchen mit 6 Reihen aber war immer der Deckzellenkern leicht zu erkennen und gleich von Anfang an gekennzeichnet durch seine Durchsichtigkeit, schwache Körnelung und geringe Neigung, sich namentlich in Haematoxylin zu färben. Es liegt daher nahe, ihn von den schmalen Kernen der primitiven Ampullen abzuleiten. Aber auch hierfür habe ich keine bestimmte Anhaltspuncte gewinnen können; ausserdem bliebe dabei einstweilen wenigstens die Thatsache unerklärt, dass er im ausgebildeten Follikel ganz entschieden der conischen die Samenkörperbüschel enthaltenden Zelle angehört. Mit dem mir zur Verfügung stehenden Material ist es unmöglich, diese Lücke auszufüllen, was um so mehr zu bedauern ist, als, wie sich im dritten Abschnitt zeigen wird, ganz ähnlich gelagerte und gestaltete Kerne im Hoden andrer Thiere den Schluss auf analoge Veränderungen im wachsenden Hodenfollikel nahe legen, wie ich sie hier von Plagiostomen in ganz vollständiger durch keine erhebliche Lücke unterbrochener Reihenfolge zuerst geschildert habe.

Auch bei allen anderen Plagiostomen sind die Vorgänge bei der Ausbildung der von Spermatoblastzellen erfüllten Ampullen ganz dieselben, wie sie hier genauer von Scyllium geschildert wurden. Die Zahl der Spermatoblastkerne innerhalb einer conischen Mutterzelle schwankt zwischen 50 und 60; bei den meisten Arten sind selbst die Grössen der einzelnen Umbildungsstadien ziemlich übereinstimmend, nemlich etwa 0,4$^{mm.}$ Durchmesser bei den grössten reife Spermatoblasten enthaltenden Ampullen; nur bei Mustelus vulgaris haben diese letzteren, welche bei der Ausbildung der Zoospermen allmälig wieder kleiner werden, einen mittleren Durchmesser von 0,3$^{mm.}$. Verhältniss der Körnchenzellen und schmalkernigen Zellen in den primitiven Ampullen, Ausbildung des centralen Hohlraums derselben, Entstehung der Samenkörperchen und Samenbüschel, deren Lageveränderung und Austreibung, Veränderung der zurückbleibenden Deckzellen in den entleerten Ampullen: alle diese einzelnen Phasen stimmen bei den verschiedensten Rochen, Haien und Chimaera so vollständig überein, dass es wohl gestattet ist, die an verschiedenen Objecten gewonnenen Resultate zu einem für die ganze Gruppe typischen Gesammtbilde zu vereinigen, das gewiss noch in Einzelheiten ver-

vollständigt, aber seinen Grundzügen nach sicherlich nicht mehr verändert werden wird.

Der Anfang des sich ausbildenden Hodens im jungen Thier besteht in der Entstehung eines verdickten Basaltheils der Genitalfalte, an dessen ventraler Kante eine die Länge des Hodens nach hinten bestimmende Falte ganz äusserlich ansitzt, welche ich die Vorkeimfalte genannt habe, da sich in ihr die zelligen Elemente befinden, durch deren Umbildung der keimbereitende Theil des Hodens erst entsteht. In dem Masse, wie aus ihr Primitivampullen in das Stroma des eigentlichen Hodentheils gerathen, nimmt dieser nach allen Richtungen an Ausdehnung zu, aber durchaus nicht immer gleichmässig; sodass bald die ursprünglich die ventrale Kante einnehmende Vorkeimfalte nun an die Aussenfläche des sich vergrössernden Hodens zu liegen kommt. Die Vorkeimfalte selbst nimmt gar nicht an Dicke oder Höhe zu, sodass sie bald an dem dicken Hoden als ganz feine Falte äusserlich ansitzt, ja sie kann sogar allmälig ganz verstreichen, sodass sie äusserlich nur als schmales Band zu erkennen ist, oder sie kann auch so durch die aus ihr hervorgehenden Ampullen umwuchert werden, dass sie schliesslich ganz und gar in das Innere des Hodens zu liegen kommt. Dass diese Umbildung der Lagerung der Vorkeimfalte in der That innerhalb der Organe desselben Individuums vorkommen kann, beweisen die oben gemachten Angaben über die Structur des ganz jungen und des ganz alten Hodens von Squatina; bei jenem ist die Vorkeimfalte ganz äusserlich, bei diesem zum grössten Theil innerlich.

Der Vorkeimfalte zunächst liegen immer die Primitivampullen oder die jüngste für die erste Brunst bestimmte Zone von sich ausbildenden Ampullentrauben. In allen Primitivampullen liegen grosskernige Körnchenzellen und schmalkernige Zellen; diese wandeln sich wahrscheinlich in jene um, welche sich epithelartig um das durch Auseinanderweichen entstandene Lumen der Ampulle herumlegen. Durch Knospung und Abschnürung von den ovalen Kernen der den centralen Hohlraum epithelartig begränzenden conischen Zellen und gleichzeitige bedeutende Grössenzunahme der letzteren entstehen zuerst regelmässig, nachher unregelmässig geordnete Reihen von grosskernigen Spermatoblastzellen, welche innerhalb der Mutterzelle eingeschlossen durch den grossen ovalen Kern der Deckzelle von der Hülle der Ampulle getrennt sind. Ist die Zahl der Spermatoblasten auf ungefähr 60 in je einer conischen Zelle gestiegen, so ist der ovale central gelegene Kern verschwunden, durch dessen Knospung die runden homogenen Kerne der Spermatoblasten entstanden sind; gleichzeitig hat die Ampulle ihre bedeutendste Grösse erreicht. Nun beginnt

die Ausbildung der Zoospermen; die Kerne werden erst grobkörnig, dann rasch kleiner, sehr dicht und glänzend, dann nehmen sie unregelmässige Halbmondsgestalt an, ziehen sich zu Stäbchen aus, die immer dünner und länger und dabei Sförmig gekrümmt werden; gleichzeitig nehmen sie innerhalb der sich kaum verkürzenden conischen Mutterzelle, die aussen in die Deckzelle übergeht, eine immer kürzer werdende Zone hart am Deckzellenkern ein, während die Ampulle ihren Durchmesser nur unbedeutend verkleinert. Zuerst liegen die S förmigen Stäbchen in der schmalen Randzone ganz unregelmässig; dann ordnen sie sich zu bauschigen Bündeln, welche mit dem Kopfende auf den Deckzellenkern zutreten, mit dem Schwanzende in den centralen Theil der sie umhüllenden conischen Zelle hineinsehen. Während ihre Schwanzenden in diese hineinwachsen, die Kopfenden auch länger werden, streckt sich der ganze Büschel fast völlig gerade und erfüllt nun wieder die conische Mutterzelle fast bis an ihr innerstes centrales Ende. Nun rücken die Kopfenden der Samenbüschel immer dichter an einander und werden durch den stark anschwellenden Deckzellenkern ganz zur Seite geschoben; gleichzeitig tritt ungefähr in der Mitte der conischen Mutterzelle seitlich am Zoospermbüschel ein eigenthümlicher Körper auf, welcher in dem Masse, wie der Büschel von Samenfäden zur Seite getrieben wird, mehr nach innen zu rücken scheint. Sind endlich die Zoospermbüschel zwischen die einzelnen Deckzellen gerathen und von der körnigen Umhüllung ihrer Mutterzelle befreit, so liegt nun der ovale problematische Körper am innersten Ende der letzteren; gleich darauf fallen jene in das Lumen der Ampulle, um nun in den schmalen Ausführgang hineingepresst zu werden. Dies geschieht vielleicht nur mechanisch; denn gleichzeitig mit der Austreibung der Samenkörperchen und auch schon etwas vorher findet eine sehr bedeutende Contraction der ganzen Ampulle statt, wie die ganz ausnahmslos bei allen Arten sehr verkleinerten Durchmesser derselben gegenüber den grössten Ampullen mit halb ausgebildeten Samenkörperchen beweisen. Das gleichzeitig stattfindende Quellen der Deckzellen und ihrer Kerne mag ebenfalls das Ausstossen der Zoospermenbüschel befördern helfen. In den leeren Ampullen, welche durch die von innen her nachdringenden neu sich ausbildenden Follikel plattgedrückt werden, bleiben die Deckzellen zurück; sie lösen sich auf und peripherisch um ihre Kerne beginnt unter fortwährender Verkleinerung der Ampullen die Ablagerung einer eigenthümlichen Rinde, welche schliesslich sogar die Höhlung des Follikels gänzlich auszufüllen vermag; dabei findet eine fortwährende Auflösung der eingeschlossenen Kerne statt, sodass in den letzten Verödungsstadien die Ampullen das Ansehen von eigenthümlichen Zellen annehmen

können. Da nun immer die dem ersten Centralcanal des Samennetzes naheliegenden Ampullen zur Ausbildung und Rückbildung kommen, diesen aber von einer Linie, der Vorkeimfalte, her immer neue Follikel nachrücken, so werden mit zunehmendem Alter des Hodens immer dicker werdende Schichten von verödeten Ampullen an der Basis des Hodens, diesen nach beiden Seiten immer mehr umgreifend, abgelagert. Und da gleichzeitig die Vorkeimfalte, die ursprünglich aussen lag, allmälig durch das Wachsthum des Hodens ganz in diesen hineingeschoben wird, so kann es kommen, dass, wie bei dem untersuchten sehr alten Hoden von Squatina, diese innere Vorkeimfalte und die sie umgebenden jungen oder halb ausgebildeten Follikel von allen Seiten her durch eine Schicht verödeter Ampullen umfasst werden. Immer aber sind diese verödeten Lagen an der Stelle der Basis, welche der Lage des primitiven Centralcanals entspricht d. h. also an der Insertionslinie des Mesorchium's, am dicksten, weil hier zuerst die Ablagerung solcher verödeter Ampullen begann.

Mit diesem allmäligen Ablagern verschiedener Schichten nicht mehr brauchbarer Follikel gegen einander hängt nun auch die Umbildung des Hodennetzes zusammen. Ursprünglich ist dasselbe, auch bei Squatina, nur durch einen Centralcanal und einige wenig zahlreiche Netze repräsentirt, die aussen an der Basis der Hodenfollikel liegen, ohne diese aber seitlich zu umfassen. Von ihm aus treten nach allen Richtungen ausstrahlend die Samencanälchen zwischen die Follikeltrauben. Bei der Verödung der ersten Zone reifer Ampullen werden wohl zweifellos eine Anzahl solcher Samencanälchen mit zurückgebildet; die nun schon ziemlich zahlreichen Hauptstämme aber, deren Aeste sich bis an die Vorkeimfalte heranziehen, können nicht resorbirt werden, da sie die einzige Verbindung zwischen den vasa efferentia und den Samencanälchen der Ampullenzone zweiter Brunst herstellen; sie werden durch diese mit den verödenden Follikeln zur Seite geschoben und greifen nun natürlich schon etwas nach beiden Seiten um den Umfang des Hodens herum. Noch weiter umspannen ihn die Samencanälchen, welche nach der zweiten Brunst durch die nachrückenden Ampullen der dritten zur Seite und nach aussen geschoben werden. So verschwindet allmälig der primitive Centralcanal scheinbar mitten zwischen den immer sich mehrenden Samencanälchen der Verödungszonen und es entsteht schliesslich ein äusseres den Hoden umspannendes complicirtes Hodennetz, welches ebenso weit den Hoden umgreift, wie dies die peripherische Zone verödeter Ampullen thut.

Ausserdem lässt sich an den Hoden eine zweite Wachsthumsrichtung von vorn nach hinten erkennen; es fängt am Vorderende zuerst die

Ausbildung der Ampullen, der Samenkörperchen an, während hinten oft noch die Vorkeimfalte keine Spur von Primitivampullen gebildet hat; die ersten verödeten Follikel sind immer vorn zu finden und ebenso hört der Nachschub neuer Primitivampullen aus der Vorkeimfalte dort zuerst auf. Ob schliesslich in ganz alten Hoden die Vorkeimfalte oder wenigstens die in ihr liegenden Keime zu neuen Ampullen ganz verschwinden, liess sich nicht bestimmen; an dem ältesten der von mir untersuchten Hoden (einer Squatina) liessen sich immer Keimschläuche in der Vorkeimfalte auffinden, obgleich die Dicke des verödeten Hodentheils sehr viel stärker war, als die des centralen mit noch jungen Ampullen versehenen und die Vorkeimfalte umfassenden Theils.

Der rudimentäre Hode bei Hexanchus. Nach dieser Schilderung des typischen Baues und Entwickelungsganges des Hodens und seiner Theile ist es nun auch leicht, den oben gethanen Ausspruch zu rechtfertigen, dass die in der Eierstocksfalte von Hexanchus gefundenen eigenthümlichen Knollen rudimentäre Hoden seien. Ein jeder derselben lässt an der Aussenseite einen Streifen dichteren Bindegewebes erkennen, welcher von den umgebenden Follikelgruppen ziemlich scharf abgesetzt ist; es ist dies die Vorkeimfalte. In ihr finden sich, wie in den echten Hoden der Männchen, Zellenschläuche, in welchen zweierlei Zellen angebracht sind; ausserhalb derselben liegen, wie bei den echten Hoden, kleine Primitivampullentrauben, welche mit jenen Zellenschläuchen der Vorkeimfalte in directer Verbindung stehen. Weiter gegen die Basis zu sind die Ampullen grösser geworden und um ihr Lumen herum finden sich conische Zellen mit 3—4 rundlichen radiär gestellten Kernen, welche genau so aussehen, wie die Spermatoblastkerne in den echten Hodenampullen. Hier hört die weitere Entwickelung auf; statt dessen fallen die Ampullen einer Degeneration anheim, während ihre Samencanälchen sich in der Hodenbasis zu einem Hodennetz verbinden, welches die centrale Ampullenmasse genau in derselben Weise umfasst, wie dies bei den echten Hoden auch geschieht; es fehlt hier ebensowenig die Wimperung und die Verbindung mit wimpernden Canälen, welche in ihrer Lagerung und Richtung den Segmentalgängen genau entsprechend durch das Mesorchium auf die Niere zustreben und ohne allen Zweifel den vasa efferentia gleichzustellen sind. Um diese Hodenknollen des Weibchens zu wirklichen Hoden umzugestalten fehlt also eigentlich nur zweierlei: die Ausbildung von Samenkörperchen in den factisch vorhandenen Spermatoblastzellen und die Vereinigung der getrennten Knollen zu einem compacten Hoden. Auf diesen letzten Punct komme ich weiter unten wieder zurück. Ebenso kann die allgemeinere

Frage nach den Ursachen des Entstehens solcher Zwitterbildungen erst nach der Schilderung der entwickelungsgeschichtlichen Vorgänge im Embryo discutirt werden.

§ 5. *Die Ausführungsgänge der Keimdrüsen und ihre Vereinigung mit denen der Niere und mit der Cloake.*

Je nach dem Geschlecht treten verschiedene Canäle in Beziehung zur Keimdrüse als Auführungsgänge derselben, obgleich sie ursprünglich in beiden Geschlechtern in sehr ähnlicher Weise angelegt werden, wie später näher erörtert werden wird. Beim Weibchen wird der sich aus dem primären Urnierengang abspaltende *Müller*'sche Gang zum Eileiter, beim Männchen bleibt er immer rudimentär (mit einziger Ausnahme von Chimaera). Umgekehrt ist es immer der secundäre Urnierengang (*Leydig*'scher Gang), welcher beim Männchen dadurch zum Samenleiter wird, dass die Segmentalgänge des vorderen Abschnittes der *Leydig*'schen Drüse zu den vasa efferentia werden, während derselbe Gang beim Weibchen als *Leydig*'scher Gang d. h. also als Ausführungsgang der mehr oder minder zurückgebildeten *Leydig*'schen Drüse bestehen bleibt. Die Verbindung mit der Cloake ist gleichfalls sehr verschieden. Bei den Weibchen vereinigen sich die *Leydig*'schen Gänge und die eigentlichen Harnleiter zu einem in der Mittellinie verlaufenden und in der Cloake meist auf einer Harnpapille mündenden Harnleiter; neben dieser findet sich links und rechts eine bei jungen Thieren constant verschlossene Oeffnung, die weibliche Geschlechtsöffnung. Bei Männchen dagegen münden häufig Harnleiter und Samenleiter isolirt von einander in einen Sinus urogenitalis, dessen einfache Oeffnung meist auf einer ziemlich weit in die Cloake vorspringenden Penispapille angebracht ist; wo der problematische untere Abschnitt des *Müller*'schen Ganges als Uterus masculinus bestehen bleibt, mündet dieser gleichfalls in den Sinus urogenitalis ein.

A. Der Eileiter und Rudimente desselben beim Männchen. Bei fast allen Plagiostomenweibchen (ausgenommen ist nur Narcine brasiliensis) findet sich vor der Leber eine sehr grosse Oeffnung, welche entstanden ist durch die Verwachsung zweier ursprünglich getrennt auftretender Tubenöffnungen; übrigens ist diese Vereinigung keine ganz vollständige, denn mitten durch dieselbe geht eine mehr oder minder stark entwickelte Falte, durch welche die beiden Tubenöffnungen trotz ihrer Nähe doch thatsächlich geschieden werden. Das Epithel dieser Tuben wimpert stark, wie *Leydig*[1])

---

1) *Leydig*, Rochen und Haie p. 88.

zuerst angegeben hat. In der Wandung des Eileiters entwickelt sich, meist dem vorderen Ende der *Leydig*'schen Drüse entsprechend, eine Drüse, die Eischalendrüse, welche bei den eilegenden Plagiostomen (Scyllium, Chiloscyllium, Raja, Pristiurus etc.) sehr stark entwickelt, bei den lebendiggebärenden jedoch auch immer, wenngleich viel weniger ausgebildet, vorhanden ist. Unterhalb dieser Eischalendrüse bilden sich im Eileiter verschiedenartige Falten, Zotten oder Papillen aus, welche schon von den frühesten Beobachtern beschrieben wurden; bei Acanthias sind es dreieckige Papillen, die beim trächtigen Thier zu langen Zotten[1]) werden; ähnliche Zotten kommen bei Spinax, Scymnus, Trygon vor; bei Scyllium, Hexanchus etc. finden sich nur Längsfalten etc. etc. Bei den lebendiggebärenden Arten (Torpedo, Mustelus, Acanthias etc.) dient nur dieser, des Wimperepithels entbehrende Abschnitt als Uterus; eine innigere Verbindung seiner Schleimhaut mit der Dottersackhaut und Eischalenhaut des Eies findet, wie bekannt, nur bei einigen wenigen Haien statt. Bei trächtigen oder eben vor der Brunst stehenden Thieren öffnen sich die Eileiter oder Uteri jeder Seite gesondert mit weiter spaltförmiger Mündung in die Cloake; bei jungen Thieren sind diese Oeffnungen immer durch eine mitunter ziemlich dicke Membran, ein primitives Hymen, verschlossen. Dieser Verschluss scheint oft sehr lange anzuhalten; bei einem mehr als 3 Meter langen Hexanchus griseus fand ich das Hymen jederseits noch völlig unversehrt, obgleich das Thier, nach dem Entwickelungszustand seiner Ovarien zu schliessen, sicherlich nicht mehr weit von der ersten Brunst entfernt war.

Bei den Männchen aller Plagiostomen bleibt das vordere Tubenende zeitlebens bestehen (s. T. VI Fig. 4; Taf. X Fig. 2 tn). Es ist der Tubentrichter natürlich bedeutend kleiner, als beim Weibchen, sonst aber genau ebenso gebaut und in gleicher Lage vor der Leber; von der durch ein feines Septum der Länge nach getheilten Oeffnung geht links wie rechts ein oft ziemlich weiter Canal ab, der nie ganz bis zum vorderen Ende des Nebenhodens herabreicht und in der Regel auf beiden Seiten ungleich entwickelt ist. Am längsten fand ich diesen männlichen rudimentären Eileiter bei einem jungen Centrophorus; hier war (Taf. VI Fig. 4a) sein unteres Ende durch eine Cyste bezeichnet, welche von einer ganz ähnlich aussehenden Blase am Vorderende des Nebenhodens nur um 14mm. entfernt war. Das Epithel dieser männlichen Tubentrichter ist, wie bei den Weibchen, Wimperepithel. Bei Chimaera monstrosa sind die Verhältnisse etwas anders. Hier bleibt der *Müller*'sche Gang in seiner

1) *Leydig*, l. c. p. 88.

ganzen Länge als allerdings sehr feiner Canal bestehen, wie *Hyrtl*[1]) zuerst gezeigt hat; hinten ist er gegen die Cloake verschlossen und vorne bleiben die beiden Tubenöffnungen zeitlebens von einander getrennt, sie verharren somit auf dem embryonalen Stadium mehr, als das bei den meisten Plagiostomen[2]) der Fall ist (Taf. XI Fig. 4 tu').

Das Mittelstück des Eileiters ist bei allen männlichen Rochen und Haien ausgefallen; dagegen bleibt das untere Ende des *Müller*'schen Ganges vielleicht bei einigen Arten bestehen. Es fehlt folgenden Species vollständig: Scymnus lichia, Torpedo marmorata und ocellata, Mustelus etc. Eine grössere Zahl von Arten besitzt ein Organ, welches man als das Endstück des Eileiters, also als Uterus masculinus deuten könnte; es ist dies der unter verschiedenen Namen schon seit Langem bekannte Sack, welchen *Stannius* vergeblich gesucht hat. *Davy*[3]) hat zuerst bei Raja clavata die 2 Säcke gesehen; er beschreibt ihre Verbindung mit dem Ureter und vas deferens deutlich und correct; er glaubt, es käme ihnen die doppelte Function einer Samen- und einer Harn-Blase zu und er erwähnt ausdrücklich, dass Torpedo sich von den andern Rochen durch den Mangel dieser Harnblase unterscheide. Wahrscheinlich ist der von *Monro*[4]) erwähnte mit einer grünen Feuchtigkeit erfüllte Beutel mit dieser *Davy*'schen Harnblase identisch; doch ist dies nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Diese Beobachtung von *Davy* wurde von *Stannius* ignorirt; kein späterer Beobachter that derselben Erwähnung und erst 1856 findet *Martin St. Ange*[5]) dieselbe Harnblase wieder, ohne freilich seinen Vorgänger dabei zu nennen. Es ist dies um so mehr zu verwundern, als gerade im Gegensatz zu der durch die Handbücher gelieferten Darstellung die Anwesenheit eines solchen vielleicht als Harnblase und Samenblase fungirenden Sackes oder des Uterus masculinus die Regel, seine Abwesenheit die Ausnahme ist. Bei Acanthias vulgaris ist er ungemein kurz; bei Pristiurus melanostomus (Taf. VII Fig. 6, 10 ut. m.) ziemlich lang und schlauchförmig, ganz ähnlich bei Scyllium canicula (Taf. VI Fig. 1 ut. m.),

---

1) *Hyrtl*, Wiener Sitzungsberichte 1853 (Ueber weibliche Oviducte bei männlichen Chimaeren) p. 1078.

2) Nur Narcine brasiliensis hat 2 weit von einander entfernte Tubentrichter.

3) *Davy*, On the Male Organs of some of the Cartilaginous Fishes. Philosoph. Trans. 1839 p. 141, 147, 148.

4) *Monro*, Vergleichung des Baues und der Physiologie der Fische etc. Deutsche Uebersetzung von Schneider mit Zusätzen von Camper. Leipzig 1787. p. 23.

5) *Martin St. Ange*, Etude de l'Appareil Réproducteur dans les cinq classes d'Animaux Vertebrés. Mémoires d. Savants étrangers d. l'Institut de France 1856. p. 138 Pl. XIV h, h.

bei Mustelus stellaris (nach *Martin St. Ange*), ferner bei Prionodon glaucus (Taf. VI Fig. 2 ut. m.) und mehreren Raja-Arten; bei Centrophorus granulosus (Taf. VII Fig. 2 ut. m.) ist er ein kurzer, weiter eiförmiger Sack und bei Oxyrhina glauca findet sich von ihm nur eine ganz schwache Andeutung. Es ist indessen sehr wohl möglich, dass ich hier 2 morphologisch verschiedene Bildungen zusammengestellt habe, blos weil sie in ähnlicher Verbindung mit den andern Theilen stehen. Im entwicklungsgeschichtlichen Theil werde ich nemlich nachweisen, dass der kurze Sack bei Acanthias doch gewiss kein primärer Uterus masculinus sein kann, da er später auftritt, als die Sonderung des Urnierenganges in Eileiter und Harnleiter eingetreten ist; ich werde ferner zeigen können, dass auch der lange enge Sack, welcher bei Scyllium unterhalb des *Leydig*'schen Canals in die Höhlung der Penispapille mündet, kein Ueberbleibsel eines früher bestandenen männlichen Eileiters ist und das gleiche Resultat wird für denselben Sack bei Mustelus sehr wahrscheinlich gemacht werden. Entweder sind nun die ähnlich gelagerten Canäle bei andern Arten (Raja, Centrophorus, Prionodon, Pristiurus) denen von Acanthias, Scyllium und Mustelus homolog; dann können auch sie keine Ueberbleibsel eines früher bestandenen männlichen Eileiters sein. Oder sie sind wirklich Reste eines solchen; dann wäre die Homologie zwischen beiden ausgeschlossen. Entscheidung kann hier natürlich nur die Vergleichung der Entwicklungsvorgänge liefern; ich habe desswegen auch, da diese Entscheidung einstweilen nicht gefällt werden kann, den Namen Uterus masculinus in der Figurenbezeichnung beibehalten, da er rein morphologisch und somit am leichtesten auch ohne Verwirrung wieder zu entfernen ist.

B. Samenleiter und Nebenhode und Rudimente derselben bei Weibchen. Beim Männchen wird die *Leydig*'sche Drüse direct zum Nebenhoden, ihr Ausführungsgang zum vas deferens. Diese Verbindung zwischen Hoden und Urniere kommt dadurch zu Stande, dass, wie oben bereits angegeben, bald mehr, bald weniger Segmentalgänge zu vasa efferentia direct umgewandelt werden und durch aus ihnen entspringende seitliche Canäle, die sich miteinander verbinden, das oben näher geschilderte Rete vasculosum der Hodenbasis entsteht. Ursprünglich nun geht jeder Segmentalgang in ein und zwar das primitive *Malpighi*'sche Körperchen über; bei vielen, wohl den meisten, Haien und Rochen gehen diese zu Grunde, nur bei Mustelus vulgaris (Taf. IX Fig. 8) habe ich auch am erwachsenen Thier die Verbindung der vasa efferentia mit gut entwickelten einen Glomerulus enthaltenden *Malpighi*'schen Körperchen (Taf. IX Fig. 10) erkannt. Es leidet hiernach keinen Zweifel mehr, dass der Same aus dem Hoden heraustretend erst einen Theil der Harncanälchen der Urniere

durchlaufen muss, ehe er in das eigentliche vas deferens einzutreten vermag. Nur bei Rochen, bei denen sich nur ein einziges vas efferens findet, wird dieser Umweg nicht eingeschlagen; es geht der letztere direct in das vas deferens über. Dies hängt mit der eigenthümlichen Structur des Vorderendes der *Leydig*'schen Drüse bei diesen Thieren zusammen. Die vordersten Knäuel derselben kommen nemlich (s. oben) nicht zur Ausbildung, sodass die vordersten Segmentalgänge, ohne erst *Leydig*'sche Knäuel zu bilden, direct an den *Leydig*'schen Gang anstossen. Bei den Arten indessen, bei welchen, wie bei Scymnus, Centrophorus, Squatina etc. zahlreiche Segmentalgänge in Ausführungsgänge des Hodens umgewandelt werden, ist es ungemein leicht festzustellen, dass diese letzteren nie direct in den Samenleiter münden; sie gehen ausnahmslos über diesen hinweg (wie es beim Embryo die Segmentalgänge thun), um sich dann im entsprechenden *Leydig*'schen Knäuel plötzlich in mehrere Harncanälchen aufzulösen. Wo diese entspringen, findet sich oft eine ziemlich grosse Anschwellung, die ich für das umgewandelte, ihres Glomerulus beraubte, primitive *Malpighi*'sche Körperchen zu halten geneigt bin.

Man hat bisher den im brünstigen Thier sehr stark gewundenen Vordertheil des Samenleiters immer als Nebenhoden, das oberste Ende desselben als Kopf des Nebenhodens bezeichnet und die in ihn einmündende Drüse, welche frühere Autoren richtig als Vorderstück der Niere ansprachen, immer als ein, ich möchte sagen, bedeutungsloses Anhängsel des vas deferens oder Nebenhodens angesehen. In der That ist aber grade diese Drüse, das Vorderende der *Leydig*'schen Drüse, ganz allein als Nebenhode aufzufassen; denn es senken sich die vasa efferentia in diese ein und verbinden sich mit ihren Canälen mitunter sogar (Mustelus) durch Vermittelung echter *Malpighi*'scher Körperchen. Aus den *Leydig*'schen Knäueln des Nebenhodentheils der *Leydig*'schen Drüse treten erst die nun nicht mehr wimpernden Canäle heraus, welche sich in ziemlich regelmässigen Abständen mit dem vas deferens verbinden. Dass dies letztere auch dann nicht dem Nebenhoden zu vergleichen ist, wenn es sich, wie bei Pristiurus, Acanthias, Scyllium etc., ungemein stark windet, beweist die Thatsache, dass es oft bis dicht vor der Geschlechtsreife der ganzen Länge nach ungewunden verläuft, ja bei einzelnen Arten, wie es scheint (Scymnus lichia, Centrophorus), sich nie so windet, dass dadurch wie bei den anderen Arten der Anschein eines Nebenhodens entstehen könnte. Es hat zu dieser falschen Bezeichnung wohl auch nur eine durch die starken Windungen hervorgerufene äussere Aehnlichkeit Anlass gegeben. Bei Squatina ist es auch am brünstigen Thier nicht schwer (Taf. V Fig. 2) bis fast an das obere Ende hin die Wind-

ungen des vas deferens auseinander zu legen und man erkennt dann sehr leicht, dass die Verbindungen desselben mit dem eigentlichen Nebenhoden immer zwischen je 2 Blasen (rudimentären *Malpighi*'schen Körperchen?) liegen, an welche die vasa efferentia herantretèn (Taf. V Fig. 2 c. m.). Als Nebenhode ist hiernach ausschliesslich derjenige Theil der *Leydig*'schen Drüse zu bezeichnen, dessen Knäuel sich durch ihre zu vasa efferentia umgewandelten Segmentalgänge zwischen den Hoden und den Anfang des vas deferens oder *Leydig*'schen Ganges einschieben. Bei Rochen, wo nur ein einziger Segmentalgang (Taf. VII Fig. 3) zum vas efferens wird, könnte der Nebenhode auch nur durch ein einziges Segmentalorgan gebildet werden; aber auch dieses scheint hier ganz zurückgebildet zu sein; bei Mustelus sind es die 4—5 vordersten Segmentaldrüsen, welche zum Nebenhoden werden, bei Acanthias 4—6, bei Centrophorus undScymnus sogar bis zu 9 oder 10; dann scheinen es nicht einmal immer die ursprünglich im Embryo angelegten vordersten Segmentaldrüsen zu sein, wie sich daraus entnehmen lässt, dass bei ihnen vor dem ersten, als vas efferens fungirenden noch mindestens 1 deutlich als solcher erkennbarer Segmentalgang liegt, welcher rudimentär geworden, nicht mehr als vas efferens zu dienen vermag. Indessen ist das zu ihm gehörige Segmentalorgan doch wohl mit zum Nebenhoden zu zählen, da es in solchen Fällen doch auch an der Ausbildung des rete vasculosum theilnimmt. Es beginnt also der Nebenhode, wie es scheint, immer mit dem vordersten vollständigen Segmentalorgan und er erstreckt sich bei den verschiedenen Arten in sehr verschiedener Länge nach hinten; die grösste Zahl der einzelnen ihn bildenden Segmentalorgane erreicht Scymnus lichia, nemlich 9—10.

Von diesem Nebenhodentheil der *Leydig*'schen Drüse, den man als Geschlechtstheil bezeichnen kann, muss der hintere Abschnitt der letzteren unterschieden werden als accessorische Drüse des zum vas deferens umgewandelten *Leydig*'schen Ganges. In ihr erhalten und vermehren sich die *Malpighi*'schen Körperchen genau, wie in dem als eigentliche Niere zu bezeichnenden hinteren sein Secret in besondere Harnleiter ergiessenden Abschnitt. Auch sonst ist die Structur im Allgemeinen übereinstimmend bei beiden; nur in Bezug auf Grösse der Harncanälchen wird die *Leydig*'sche Drüse etwas von der eigentlichen Niere übertroffen. Da indessen in dieser letzteren ebenfalls sehr verschieden weite Canäle und ganz auffallend verschieden grosse *Malpighi*'sche Körperchen, — welche sich mit zunehmender Grösse des Thieres fortwährend vermehren — liegen, so scheint dieser morphologische Unterschied nicht genügend zum Beweis für die Annahme, dass das Secret beider Drüsen verschieden sèi. Den genauen Nachweis einer Verschiedenheit der Function kann natürlich nur

die physiologisch-chemische Untersuchung liefern. Vom morphologischen Standpuncte ist aber die ursprüngliche Identität beider Theile festzuhalten, wenngleich eine Unterscheidung zwischen *Leydig*'scher Drüse und eigentlicher Niere aus anderen später zu erörternden Gründen geboten scheint.

Der unterste Abschnitt des Samenleiters, in welchen sich nie mehr direct aus Segmentalorganen stammende Harncanälchen einsenken, wird durch Faltenbildung seiner Schleimhaut und Erweiterung seines Umfangs zu einer eigenthümlich gebauten Samenblase umgewandelt. Es erhebt sich nemlich die Schleimhaut in Form verschieden hoher kreisförmiger Falten,[1]) durch welche ringförmige Abschnitte des am jungen Thier ganz ungetheilten Lumens von dem central durchlaufenden Hohlraum abgetheilt werden. So entstehen ringförmige Taschen, welche als Behälter des Samens dienen; in der Brunstperiode ist dieser Theil immer ganz prall erfüllt von Samenmasse. Diese männliche Samenblase scheint allen Plagiostomen zuzukommen, wenigstens habe ich sie bei keiner von mir untersuchten Art vermisst.

Bei den Weibchen ist die *Leydig*'sche Drüse ausnahmslos vorhanden; aber sie ist in ihrem vorderen Theile meistens etwas zurückgebildet. Weiter oben (§ 3 A) habe ich Genaueres über ihren Bau und Rückbildung mitgetheilt; hier braucht nur daran erinnert zu werden, dass sich bei allen Arten, welche persistirende Segmentaltrichter besitzen, sämmtliche einem Segmentalorgan zukommende Theile in den *Leydig*'schen Knäueln erkennen lassen. Selbstverständlich ist auch der dem Samenleiter des Männchens entsprechende *Leydig*'sche Gang überall vorhanden, da er dem in der *Leydig*'schen Drüse gebildeten Secret als Ausführungsgang dient. Mitunter ist sein unteres Ende, welches der männlichen Samenblase entspricht, mehr oder minder stark angeschwollen, so z. B. bei Scyllium canicula (Taf. VII Fig. 4 l') oder Pristiurus melanostomus (Taf. VII Fig. 7 l'); nie aber scheint sich in dieser, wohl als Harnblase zu bezeich-

---

[1]) *Leydig, Müller*'s Archiv 1851 p. 266. *Stannius*, Vergleich. Anat. d. Wirbelth. 2. Aufl. 1854 p. 277.

Eine ganz eigenthümliche Schilderung der männlichen Samenblase von Chimaera gab *Hyrtl* (Wiener Sitzungsberichte 1853 p. 1082); ich muss bekennen, dass ich mich vergeblich bemüht habe, durch Untersuchung desselben Thieres ein Verständniss seiner Beschreibung zu gewinnen. *Leydig*'s Darstellung ist viel klarer und durchaus correct. Auch in M. Edwards Leçons etc. Vol. VIII findet sich keine gute und erschöpfende Beschreibung; der männlichen Samenblase giebt er sogar Längsfalten „des replis longitudinaux de sa tunique interne.“ (Vol. VIII p. 475).

nenden Anschwellung eine Kammerung durch Schleimhautfalten auszubilden, wie in der morphologisch ihr gleichstehenden männlichen Samenblase.

C. Harnleiter bei Männchen und Weibchen und ihre Verbindung mit den Geschlechtscanälen. Die Ausführungsgänge der gleichfalls durch Vereinigung von echten Segmentalorganen gebildeten eigentlichen Niere treten niemals mit den Keimdrüsen in directe Verbindung, obgleich sie doch auch zur Zeit der Brunst mitunter recht stark in Mitleidenschaft gezogen werden (s. unten). Entsprechend der meist ziemlich geringen Zahl von Segmentalorganen (4—9 oder 10, 13—14 bei Acanthias), welche die Niere zusammensetzen, kommen aus dieser auch nur wenig Harnleiter hervor; mitunter verbinden sich diese jederseits zu einem einzigen wirklichen Harnleiter, mitunter aber münden jene isolirt in die Höhlung der Urogenitalpapille bei Männchen oder bei Weibchen in die durch Vereinigung der untersten Enden der *Leydig*'schen Gänge entstandene Höhlung ein. Abgesehen von diesem entwickelungsgeschichtlich erklärbaren Unterschied stimmen in Bezug auf Ursprung und Verlauf der primären Harnleiter jedes Segmentalorganes Männchen und Weibchen genau überein. Ihre Vereinigung aber mit den unteren Enden der Genitalfalte geschieht auf ziemlich mannichfaltige Weise. Ich schildere zunächst die Verhältnisse bei den Weibchen.

Bei *Spinax niger* ♀ findet sich an jeder Seite (Taf. VII Fig. 11) neben dem unteren Eileiterende eine ziemlich grosse Blase (ves.) an deren Vorderrand sich zwei Canäle dicht nebeneinander ansetzen; der eine innere (l) ist der *Leydig*'sche Canal, der äussere (c. r) der hier durch die Verwachsung von 4 (?) primären Harnleitern entstandene eigentliche Harnleiter. Bei *Scyllium canicula* (Taf. VII Fig. 4) mündet der einfache Harnleiter (c. r.) ein in das untere Ende der oben erwähnten länglichen Anschwellung (l') des *Leydig*'schen Ganges. Bei Pristiurus melanostomus (Taf. VII Fig. 7) endlich findet sich zwar keine Anschwellung am untern Ende der Canäle, hier mündet der eigentliche Harnleiter (c. r.) direct in den *Leydig*'schen Gang ein; obgleich er somit gradezu als Anhängsel des letzteren auftritt, kann er doch von ihm füglich unterschieden werden, da er durch die Vereinigung von 8 oder 9 ebensoviel Segmentalorganen entsprechenden Canälen entsteht. Ganz ähnlich wie bei Pristiurus ist das Verhalten bei Raja, Torpedo, Scymnus, Acanthias, Mustelus etc.; bei ihnen allen verbindet sich der einfache Harnleiter mit dem *Leydig*'schen Gang. So entsteht in allen Fällen vor der Verbindung mit der Cloake jederseits von der Mittellinie ein einfacher Canal oder ein Sack, dessen Höhlung nach Durchbohrung der Cloakenwandung sich mit der auf der andern Seite liegen-

den zu einem in der Mittellinie verlaufenden sehr verschieden langen mittleren Harnleiter vereinigt. Dieser mündet entweder mit einer Oeffnung zwischen den beiden Eileiteröffnungen aus (Rochen), oder es findet sich das Harnloch auf derSpitze einer bald kürzeren, bald längeren Papille, welche von der dorsalen Wand der Cloake nach unten gerichtet in diese vorspringt. Nur bei Hexanchus cinereus liegen auf der Spitze der $2^{ctm.}$ langen und an ihrer Basis $1{,}5^{ctm.}$ breiten Harnpapille 2 Oeffnungen, sodass hier also die Harnleiter der beiden Seiten bis an ihr Ende getrennt, aber doch sehr dicht nebeneinander verlaufen.

Ziemlich abweichend verhält sich aber Chimaera monstrosa. Nach *Hyrtl*'s Angaben besitzt nemlich das Weibchen eine unpaare dorsal über den beiden Eileitern liegende Harnblase, von etwa $1^1/_2$ Zoll Länge, welche mit einem hinter den Geschlechtsöffnungen liegenden Spalt in die Cloake einmündet. Dieser Sack fehlt nach *Hyrtl* dem Männchen vollständig. Ausserdem mündet noch eine zweite Drüse, aber vor den Eileiteröffnungen in die Cloake ein, welche von *Leydig*[1]) als eine Anhangsdrüse der weiblichen Theile, von *Hyrtl*[2]) als weibliche Samentasche angesprochen wird. Die weibliche unpaare Harnblase liegt aber eigentlich nicht über den Uteri d. h. dorsal über ihnen, sondern in der Mittellinie zwischen ihnen und an der Bauchseite der Nieren; sie ist rechts und links in einen kurzen Zipfel ausgezogen, an welchen sich sowohl die 5 eigentlichen Harnleiter, wie auch dicht neben ihnen der *Leydig*'sche Gang ansetzen. Schneidet man nun die Blase an, so sieht man, dass ihr Lumen einfach, nicht etwa durch ein Septum in 2 Hälften getheilt ist und dass an der linken und rechten Seite von dem äusseren Insertionspunct der Harnleiter und des *Leydig*'schen Ganges her ein ziemlich weiter Canal herabzieht, der aus der Verschmelzung der letzteren entstanden ist und sich unten am Hals der Harnblase in diese öffnet. Man kann daher diese Harnblase nicht ohne Weiteres jenen bei Haien gefundenen vergleichen, da diese ausnahmslos nur Erweiterungen des untersten Abschnittes des *Leydig*'schen Ganges sind, in welchen die eigentlichen Harnleiter einmünden. Hier aber bei Chimaera vereinigen sich Harnleiter und *Leydig*'scher Gang zu einem einfachen Canal, der erst secundär in der Harnblase sich öffnet. Es ist hiernach nicht unmöglich, dass diese letztere eine besondere, nur dieser Gattung zukommende Bildung sei, worüber natürlich allein die Entwickelungsgeschichte Aufschluss geben kann.

Die von *Hyrtl* bei Chimaera als Samentasche, von *Leydig* als be-

---

1) *Leydig*, Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. *Müller*'s Archiv 1851 p. 268.

2) *Hyrtl*, Wiener Sitzungsberichte 1853 p. 1085.

sondere weibliche Anhangsdrüse angesehene Blase halte ich indessen für ein Aequivalent des Mastdarmblindsackes der echten Plagiostomen, welcher hier seine Lage etwas verändert hat und durch das Auftreten einer Querfalte, welche seine Oeffnung von der des Enddarmes abgetrennt hat, scheinbar in Abhängigkeit vom Genitalsystem gerathen ist. Im Uebrigen ist die Lagerung dieselbe, wie bei den Haien; es liegt hier wie dort diese Drüse dorsal über dem Darm, zwischen diesem und der Bauchfläche der Uteri.

Bei den *Männchen* vereinigen sich ausnahmslos die Ausführungsgänge der Niere und *Leydig*'schen Drüse mit dem Uterus masculinus — wenn letzterer vorhanden ist — zu einem mehr oder minder weiten Sack oder Canal, dessen immer einfache Oeffnung auf der Spitze einer sehr verschieden grossen Penispapille angebracht ist. Aber die Einmündung der Canäle in die Penishöhle ist sehr verschieden; bald vereinigen sie sich vorher jederseits zu einem einzigen Canale, bald münden sie fast alle getrennt von einander in sie ein. Zwischen diesen Extremen finden sich alle Uebergänge. Bei den Arten, welchen ein Uterus masculinus gänzlich fehlt (Torpedo, Scymnus), vereinigen sich der Samenleiter und Harnleiter vor ihrer Verbindung mit der Penishöhle; es finden sich also in dem Grunde der letzteren nur 2 Oeffnungen. Bei den Arten mit sehr kurzem Uterus masculinus (Oxyrhina glauca, Centrophorus granulosus, Acanthias vulgaris) findet sich bald eine einzige auf einem flachen grossen Tuberkel angebrachte Urogenitalöffnung (Acanthias und Centrophorus), bald münden (Oxyrhina) Harnleiter und Samenleiter getrennt in die Penishöhle ein. Die Urogenitalpapille liegt bei Acanthias am unteren Ende des Uterus masculinus, d. h. da, wo sich beide in der Mittellinie miteinander zu der Penishöhle vereinigen; bei Centrophorus dagegen (Taf. VII Fig. 2 p. ur.) liegt sie in der Mitte des Uterus selbst. Bei dieser letzten Gattung also erscheint der gemeinsame Ausführgang der *Leydig*'schen Drüse und der Niere als ein Anhängsel des Uterus masculinus (d. h. wenn dieser letztere wirklich ein solcher ist. s. oben). Bei den andern Arten endlich, welche einen langen, schlauchförmigen Uterus masculinus besitzen, ist die Mannichfaltigkeit noch grösser. Bei Prionodon glaucus und Raja (clavata und batis) (Taf. VI Fig. 2) findet sich nur eine einzige Harnsamenöffnung am Ende des männlichen Uterus; bei Pristiurus melanostomus (Taf. VII Fig. 10) mündet die Genitalöffnung auf einer kleinen Papille in den Uterus selbst ein und unter dieser findet sich ein spaltförmiges Loch, die Oeffnung des einfachen Harnleiters (Taf. VII Fig. 10 c. r'.); bei Scyllium canicula (Taf. VII Fig. 8, 9) liegt die Mündung des Samenleiters seitlich am Uterus auf einem flachen Tuberkel und um diesen herum, ihn

in einem Bogen von unten her umfassend, 4 fast ebenso grosse spaltförmige Oeffnungen (Taf. VII Fig. 9 c. r'.), die direct in ebensoviele hier beständig isolirt bleibende Harnleiter führen. Bei Mustelus vulgaris endlich finden sich zwischen den 2 einfachen Oeffnungen der Samenleiter jederseits 6—7 sehr kleine, aber doch deutlich bemerkbare Löcher, welche die Oeffnungen der Harnleiter sind; hier münden also, wie auch durch Horizontalschnitte an erwachsenen Embryonen bestätigt wurde, fast alle aus den einzelnen Segmentalorganen der Niere herkommenden Harnleiter gesondert für sich in die Penishöhle aus, nur die vordersten 3 oder 4 vereinigen sich zu einem einzigen Harnleiter. Das Verhältniss ist übrigens bereits von *Martin St. Ange*[1]) von Mustelus vulgaris richtig dargestellt worden; eine Beobachtung, welche trotz ihres allgemeinen Interesse's von allen späteren Untersuchern und Lehrbuchschreibern übersehen worden ist.

Während sich also bei den Weibchen die Trennung des Eileiters vom primären Urnierengang und von der Urniere in vollständigster Weise vollzogen und damit ein echter *Müller*'scher Gang ausgebildet hat, kann beim Männchen nur uneigentlich von einem solchen gesprochen werden; denn das unterste Ende beider primären Urnierengänge hat seine ursprüngliche Verbindung mit der Niere und deren Ausführgängen nie ganz aufgegeben, ja es ist durch ihre Vereinigung in der Mittellinie eine dem Weibchen fehlende von der Cloake scharf abgesonderte Urogenitalhöhle entstanden, die man gradezu als Penishöhle bezeichnen kann. Die allgemeine Bedeutung dieser Verhältnisse werde ich erst im 3. Abschnitt eingehender erörtern können.

D. Veränderungen der Ausführungsgänge zur Zeit der Brunst. Es ist bekannt, dass Eierstock, Hode und Eischalendrüse zur Zeit der Brunst ungemein stark anschwellen; namentlich bei dem Ovarium ist die Veränderung des Volum's eine so ausserordentlich starke, dass die typische Structur desselben vollständig unkenntlich gemacht wird. Gleichzeitig aber werden, was weniger allgemein bekannt zu sein scheint, auch die unteren Abschnitte der Geschlechtswege und selbst mitunter die Harnleiter so stark in Mitleidenschaft gezogen, dass dabei nicht selten Verschiebungen in den Beziehungen derselben zu einander eintreten, die nicht ohne Weiteres auf den ersten Blick zu verstehen sind.

---

1) *Martin St. Ange*, De l'appareil réproducteur Mém. d. Savants étrangers Vol. XIV 1857 p. 139 Pl. XIV Fig. 14. Er bildet allerdings jederseits nur 3 Harnlöcher ab und spricht im Text auch nur von dreien; sollten hier vielleicht Verschiedenheiten bei den Individuen oder den Varietäten der Art vorkommen können? *Martin* hat die gefleckte Varietät, ich die ungefleckte von Mustelus vulgaris untersucht.

Bei dem fast erwachsenen Männchen laufen vas deferens und Harnleiter als ganz gestreckte Canäle nebeneinander bis zur Cloake hin; ihr Durchmesser ist dann oft kaum grösser, als der der einzelnen Harnleiter oder des oberen gewundenen Abschnittes des Samenleiters. Vor Eintritt der Brunst schwellen beide erst etwas an, und schliesslich biegen sie sich mehrfach hin und her, wobei oft ein Stück des Harnleiters über oder unter den Samenleiter zu liegen kommt, während er ursprünglich neben ihm verläuft. In Taf. VII Fig. 8, und Taf. VI Fig. 1 habe ich von Scyllium canicula die Gestalt und Lagerung dieser Theile einmal von einem erwachsenen, aber nicht brünstigen und dann von einem brünstigen Männchen abgebildet. In Taf. VI Fig. 1 (Scyllium canicula) laufen Uterus masculinus, Samenblase und Harnleiter ganz grade über einander hin; links sind die 3 Theile durch Präparation auseinander gelegt, rechts in natürlicher Lage gelassen. Taf. VII Fig. 8 zeigt dieselben Theile von einem begattungsfähigen Thier; der Uterus masculinus hat sich nicht gewunden, wohl aber Harnleiter und Samenblase. Das gleiche Verhältniss erkennt man, wenn man von Pristiurus melanostomus brünstige und nicht brünstige Exemplare miteinander vergleicht. Noch viel bedeutender sind die Veränderungen, welche der Samenleiter in seinem oberen Abschnitt (dem sogenannten Nebenhoden) zur Zeit der Brunst erleidet. Vor dieser Periode läuft er (Taf. VI Fig. 1 von Scyllium canicula) schwach gewunden an der Unterfläche der *Leydig*'schen Drüse bis an deren vorderes Ende; dann sind die seitlich in die Segmentaldrüsen eintretenden Canäle leicht zur Anschauung zu bringen. In der Brunst aber windet sich dieser Theil namentlich am vordersten Ende so enorm, dass die einzelnen *Leydig*'schen Knäuel dadurch zum Theil verdrängt und oft ganz bedeckt werden; dann hält es auch ungemein schwer, wie schon *Brüch* angegeben hat, ihn zu entwirren und seine Verbindungscanäle mit den *Leydig*'schen Knäueln blos zu legen. Da nun die Dicke des Samenleiters ungemein verschieden ist, so nimmt der vorderste Theil desselben, wo er am dünnsten ist, ein ganz anderes Aussehen an, als der mittlere; und dieser Theil ist es, welchen man freilich ganz mit Unrecht als Kopf des Nebenhodens bezeichnet hat. Zugleich mit der Windung und Anschwellung dieses vordersten Theiles des vas deferens nimmt aber auch der vorderste Theil der *Leydig*'schen Drüse, der eigentliche Nebenhodentheil, colossal an Grösse zu.

Auch bei den andern Haien und Rochen kommen ähnliche Veränderungen dieser Theile vor; so ist namentlich von der bei brünstigen Thieren so stark hervortretenden Samenblase an schon recht grossen Thieren kaum eine Spur zu sehen (Taf. VI Fig. 2 von Prionodon glaucus).

Es fragt sich nun, ob diese Anschwellungen in der That periodisch wiederkehren, wie man wenigstens in Bezug auf die Keimdrüsen bisher immer angenommen hat, jedoch wohl ohne solide Grundlage. Ich halte dies allerdings für wahrscheinlich, indessen einstweilen noch nicht für erwiesen. Dass Eierstock und Hode (periodisch?) anschwellen und abschwellen, lässt sich jetzt freilich mit Sicherheit aus ihrer Structur entnehmen; in beiden Organen des brünstigen Thieres finden sich, wie aus der früheren Schilderung hervorgeht, eine grosse Menge unentwickelter Keime, welche zu Grunde gehen müssten, wenn mit *einer* Brunst das Geschlechtsleben des Thieres erschöpft sein sollte. Dies ist aber nicht der Fall, wie mit Evidenz aus der successiven Ablagerung verödeter Ampullenschichten an der Basis des Hodens hervorgeht.

Auch für die Annahme, dass die eben beschriebenen Veränderungen in Gestalt und Grösse der Geschlechtscanäle und Harnleiter einer periodischen Ab- und Zunahme unterliegen, lässt sich Mancherlei sagen. Das gewichtigste Argument hiefür ist die Thatsache, dass bei einem erwachsenen, aber nicht brünstigen Scyllium canicula, dessen Urogenitalsystem (Taf. VI Fig. 1) in natürlicher Grösse abgebildet worden ist, der Hode stark angeschwollen war und ausser reifen Zoospermen äusserlich schon eine, wenn auch dünne Schicht verödeter Ampullen besass, während die Ausführgänge unangeschwollen waren (s. oben). Zwingend ist dies freilich noch nicht; denn es könnte ja durch die verödeten Ampullen grade die eben eintretende erste Brunst bezeichnet sein, in deren Verlauf erst der Samenleiter und die andern Theile sich, vielleicht mechanisch durch die Anfüllung mit Zoospermen, in der beschriebenen Weise schlängeln und winden würden.

Ganz analoge Veränderungen beobachtet man an den Ausführungsgängen beim weiblichen Geschlecht; hier wird sogar das Mesovarium mitunter colossal ausgedehnt. Eileiter und Eischalendrüsen sind an nicht ganz geschlechtsreifen Thieren oft kaum dicker als bei jungen, und jener liegt dann der Niere hart an, genau wie beim Embryo. Wenn er sich aber eben vor der Begattung verdickt, und die Eischalendrüse gleichzeitig anschwillt, so entfernen sich beide Canäle von der Niere, bleiben aber mit ihr in Verbindung durch eine je nach den Arten sehr verschieden breite Lamelle. Bei Scymnus lichia kann so der Eileiter von der Niere um mehrere Zolle entfernt werden; bei dem kleinen, höchstens $50^{ctm.}$ langen Pristiurus melanostomus ist dies Mesenterium des Eileiters an der breitesten Stelle sogar $2{,}5^{ctm.}$ breit. Gleichzeitig wird damit aber auch die Form und Lagerung der Ausführgänge der Niere enorm verändert. Während bei einem fast erwachsenen, aber nicht geschlechtsreifen Pristiurusweibchen

Eileiter und die in den *Leydig*'schen Gang einmündenden Harnleiter der Niere hart anlagen, so dass sie nur durch sorgfältige Präparation von dieser zu trennen waren: fanden sich in dem Septum, welches den Eileiter eines begattungsreifen Weibchens trug (Taf. VII Fig. 7, Taf. IX Fig. 2) 5 Canäle, welche ungefähr 6—7^{mm} lang aus dem hintersten Abschnitt der *Leydig*'schen Drüse hervorkamen und sich in den auf der Mitte jenes Septums befindlichen ungemein erweiterten *Leydig*schen Gang einsenkten. Etwas weiter nach hinten verband sich mit diesem ein andrer Canal, der aus der eigentlichen Niere austrat, also der hier wahrscheinlich einfache Harnleiter (Taf. VII Fig. 7 c.r.) war. Es war mir dieser Unterschied vom scheinbar normalen Verhalten — da ich ausser diesem einen Weibchen nur solche ohne turgescirenden Eierstock untersuchen konnte — so auffallend, dass ich eine Zeitlang ernstlich an specifische Verschiedenheit dachte. Eine sorgfältige vergleichende Untersuchung musste freilich diese Vermuthung zurückweisen. Angenommen nun, es liesse sich wirklich erweisen, dass bei Weibchen, wie Männchen die hier beschriebenen Verschiedenheiten in Grösse und Form einzelner Theile des Urogenitalsystems mit der Brunst aufträten und verschwänden: so wären damit bei Plagiostomen weitgehende, periodische, an die Geschlechtsthätigkeit gebundene Veränderungen von Organen — nemlich der Niere — nachgewiesen, welche viel weiter greifen, als diejenigen bei so manchen Säugethieren, bei denen die Brunst ausschliesslich auf das Genitalsystem — so z. B. in der Veränderung der Lage der Hoden — einzuwirken scheint.

II. Abschnitt.

Die Entwickelung des Urogenitalsystems der Plagiostomen.

Ausser der *Balfour*'schen Arbeit liegen gar keine Beobachtungen vor, welche brauchbar wären. Die schon früher citirte Untersuchung *Kowalevsky*'s über Entwickelung von Acanthias ist russisch geschrieben, auch hat er nach den beigegebenen schlechten Zeichnungen in ihr keine Rücksicht auf die Entstehung des Geschlechtsapparates genommen. Was *Rathke* mittheilt, ist gänzlich ungenügend; und *Schultz* hat seiner vorläufigen Mittheilung über Entwickelung von Torpedo noch keine ausführlichere Schilderung folgen lassen. In der trefflichen Arbeit von *Leydig* endlich (Rochen und Haie) finden sich nur einige kurze Bemerkungen über die Entstehung der Niere, die indessen hier bei der viel tiefer dringenden Fragestellung meiner Arbeit nicht weiter nutzbringend verwerthet

werden können. Ich sehe mich daher in Bezug auf die Darstellung der ersten Entwicklungsvorgänge auf *Balfour*'s und meine eignen Untersuchungen, für die spätere Umbildung und Ueberführung in den geschlechtsreifen Zustand ganz und gar auf die letzteren beschränkt.

Trotzdem mir somit nur ein äusserst geringes fremdes Material zur Benutzung vorliegt, glaube ich doch in meinen eignen Beobachtungen vollen Ersatz für diesen Mangel und zugleich hinreichende Mittel zur Feststellung eines allgemeinen Entwicklungsschema's des Urogenitalsystems sehen zu können; und zwar um so mehr, als die beiden vorzugsweise von mir entwicklungsgeschichtlich untersuchten Gattungen (Acanthias und Mustelus) die beiden Extreme eines sonst ungemein gleichmässigen Typus des Urogenitalsystems repräsentiren. Schon bei den Amphibien sind sowohl die embryologischen Vorgänge, wie auch die Structurverhältnisse viel mannichfaltiger, sodass es bei diesen z. B. unstatthaft wäre, die Entwickelung des Hodens, wie sie bei Rana oder Bufo beobachtet worden wäre, auf die Kiemenmolche oder gar auf die Coecilien zu übertragen.

Die gewöhnlich übliche Darstellung embryologischer Vorgänge scheint mir eine wenig zweckmässige. Wenn man Perioden des Embryonallebens nach Grösse oder Alter unterscheidet und dann alle Organe schildert, soweit sie in diesen entstanden oder gediehen sind: so erschwert man einmal die Uebersicht, andrerseits sind weder Alter noch auch Grösse der Embryonen bei verschiedenen Thieren unbedingt mit einander vergleichbar, ja sogar nicht einmal immer bei derselben Art; ganz abgesehen davon, dass sich bei vielen Thieren, so bei den Haien, gar keine Zeitangaben machen lassen. Selbst beim Hühnchen weichen die Zeitangaben der verschiedenen Autoren oft gewaltig von einander ab. Ich wähle desshalb zur Eintheilung theils typische Endstadien, theils die mehr oder minder von einander unabhängigen Theile des gesammten Urogenitalsystems in ihren verschiedenen Perioden.

Als wichtigste, auch für allgemeinere morphologische Fragen bedeutungsvolle Stadien in der Gesammtentwickelung sind folgende anzusehen: 1. die erste Entstehung des primitiven Urnierenganges; 2. die Entstehung und das Wachsthum der Segmentalorgane und ihre Vereinigung mit dem Urnierengang; 3. die Trennung des Eileiters, *Leydig*'schen Ganges und eigentlichen Harnleiters vom primären Urnierengang; 4. das erste Auftreten der Ureierfalte oder der indifferenten Geschlechtsanlage; 5. die Bildung der Genitaldrüsen durch Einwanderung der Ureier in das Stroma und die Umbildung oder Rückbildung der *Leydig*'schen Drüse bei beiden Geschlechtern.

Nur in Bezug auf den ersten Punct entbehre ich eigener Beobachtungen, sodass ich hier diejenigen von *Balfour* ohne Einschränkung annehmen muss; für die andern aber habe ich eine, nur an einigen unwesentlichen Puncten unterbrochene Reihe zahlreicher eigener Beobachtungen, welche an ungefähr 120 Embryonen hauptsächlich von Acanthias und Mustelus gewonnen wurden. Ueber die allgemein bekannten Untersuchungsmethoden solcher Objecte brauche ich mich, trotz der vorherrschenden Mode, nicht weiter zu äussern. Längsschnitte durften nur zur allgemeinen Orientirung gemacht werden; die eigentlichen Resultate mussten durch sorgfältigst hergestellte Querschnittreihen zahlreicher Embryonen der verschiedensten Grösse gewonnen werden.

§ 6. Erste Entstehung des primären Urnierenganges.

Es liegen mir, wie schon gesagt, hierüber keine eigenen Beobachtungen vor; abgesehen von einer einzigen Keimscheibe eines Acanthias mit etwa 8—9 Urwirbeln waren die kleinsten mir zu Gebote stehenden Embryonen schon weit über dieses Stadium hinaus. Ich gebe daher einfach die *Balfour*'sche Darstellung (ohne ihre speculative Begleitung oder verkehrte Benutzung) wieder, die ich glaube unbedingt annehmen zu können, da *Balfour* namentlich die ersten Entwicklungstadien gewiss mit grosser Sorgfalt studirt hat. Der Wichtigkeit dieser einzigen Beobachtungen halber gebe ich hier eine möglichst getreue Uebersetzung seiner Schilderung. Er sagt:

„Etwa zu derselben Zeit, in welcher die dritte Kiemenspalte entsteht, und an einer Stelle, welche dicht hinter dem vorderen Verschluss des Darmcanals liegt, vereinigen sich Darm- und Hautfaserblatt miteinander ungefähr in der Höhe der Aorta."

„Von diesem so durch Vereinigung gebildeten Zellenhaufen springt ein solider Knopf gegen das Ectoderm (epiblast) hin vor (s. *Balfour* l. c. Taf. IX Fig. 11 b, ov) und von diesem aus wächst ein dem Ectoderm hart anliegender Zellstrang (solid rod of cells) nach hinten gegen den Schwanz hin (l. c. Fig. 11 c, ov). Es legt sich dieser Zellstrang dem Ectoderm so innig an, dass man leicht zu der Meinung verleitet werden könnte, es sei derselbe aus ihm entstanden; und anfänglich war ich dieser Ansicht, bis ich einen Schnitt grade durch den vorderen Zellknopf gelegt hatte. Um indessen jede Möglichkeit des Irrthums abzuschneiden, machte ich Schnitte von einer grossen Zahl von Embryonen im passenden Alter und ich fand dabei allemal (invariably) den grossen Zellknopf am Vorderende und den von ihm nach hinten auswachsenden soliden Zellstrang".

„Dieser Strang ist der Oviduct oder *Müller*'sche Gang, welcher

beim Hundshai, wie bei den Amphibien der zuerst auftretende Theil des Urogenitalsystems und ursprünglich zweifellos solid ist. Alle meine Exemplare wurden in Osmiumsäure erhärtet und an so präparirten Thieren ist ungemein leicht auch das kleinste Loch in einer Zellgruppe zu erkennen.

„In dieser soliden Form bleibt der Oviduct eine Zeitlang; er wächst rasch in die Länge mit sehr dünnem hinteren Ende, während das vordere an dem Zellknopf sitzen bleibt. Dieser letztere aber wird nach innen geschoben und nähert sich immer mehr der Leibeshöhle, indem er gleichzeitig der intermediären Zellmasse benachbart bleibt."

„Erst dann, wenn die 5. Kiemenspalte sich gebildet hat, erhält der Oviduct ein Lumen und gleichzeitig am vordern Ende ein in die Leibeshöhle sehendes Loch. Die Zellen des Stranges sind ursprünglich in ganz unregelmässiger Weise angeordnet, werden aber allmälig cylindrisch und radiär um ein Centrum gestellt. Hier, wo die Enden aller Zellen zusammentreffen, erscheint ein sehr kleines Loch, welches allmälig wächst und zur Höhlung des Canals wird (l. c. Fig. 12, vo). Das Loch tritt zuerst auf am vordern Ende, und wächst allmälig nach hinten, sodass das hintere Ende noch solid ist, während das Lumen des Vorderendes schon ganz weit ist."

„Im vordern Endknopf tritt eine ähnliche Veränderung der Zellen ein, wie in dem übrigen Theil, aber die Zellen verschwinden an der der Leibeshöhle angrenzenden Stelle, sodass eine Oeffnung in diese hinein gebildet wird, welche sehr bald eine beträchtliche Grösse annimmt. Bald nach dem ersten Auftreten derselben ist sie schon so gross, dass man sie in 2 oder 3 aufeinanderfolgenden hinreichend dünnen Schnitten antrifft."

„In dieser Weise bildet sich die Höhlung des Oviducts. Er endigt in diesem Stadium hinten, ohne mit der Cloake verbunden zu sein, sodass er dann auch ein hinten geschlossener Canal ist, der aber vorne durch eine grosse Oeffnung mit der Leibeshöhle communicirt."

„Gleichzeitig ist der Canal nach unten gerückt und befindet sich nun der Leibeshöhle viel näher als dem Ectoderm."

Soweit *Balfour*. Seine Darstellung von der ursprünglich soliden Natur des primären Urnierenganges zu bezweifeln, liegt einstweilen kein Grund vor, ja sie scheint mir sogar besser zu den sicher gestellten Thatsachen der Entwickelung desselben Ganges bei höheren Wirbelthieren zu passen, als die in Bezug auf solche, sowie auf Knochenfische und Amphibien aufgestellte Einstülpungshypothese. Auf diesen Punct komme ich im 3. Abschnitt zurück. Gänzlich falsch ist indessen die von *Balfour* gewählte Bezeichnung dieses Canals; er nennt ihn immer Oviduct. Er ist; das aber freilich durchaus nicht, ebensowenig auch *Leydig*'scher Canal

denn er enthält, wie im nächsten Capitel gezeigt werden soll, die Anlagen für beide gleichzeitig, durch deren völlige Trennung von einander erst jene andern beiden Gänge entstehen. So lange also diese sich nicht von einander gesondert haben, ist von einer strengen Homologie des primären Urnierenganges mit dem Eileiter oder *Leydig*'schen Canal nicht zu sprechen; diese beiden sind eben nur Umbildungen des ersten, mit den Segmentalorganen in directe Verbindung tretenden primären oder eigentlichen Urnierenganges.

§ 7. Entstehung der Segmentalorgane und ihre Vereinigung mit dem primären Urnierengang.

Durch die übereinstimmenden Beobachtungen von mir, *Balfour* und *Schultz* ist es ausser allem Zweifel festgestellt, dass die Niere der Plagiostomen zuerst auftritt in Form mehr oder minder weiter isolirter Schläuche, welche ursprünglich wohl immer hohl von einer ganz bestimmten Stelle des Peritonealepithels oder Keimepithels her in das Mesoderm von innen nach aussen eingestülpt werden. Diese Schläuche oder Säcke legen sich dorsal dem Urnierengang hart an und verschmelzen erst mit ihm, wenn sie bereits angefangen haben sich zu winden, um die *Leydig*'schen oder Nieren-Knäuel zu bilden. Sie treten nur im Bereich der Leibeshöhle auf, und immer den einzelnen Segmenten dem Abstand nach entsprechend, dagegen, wie es scheint, in etwas geringerer Zahl als Muskelsegmente der Leibeshöhle zukommen.

Wegen der unläugbaren Uebereinstimmung in Entstehung, Bau, Umbildung und Lagerung dieser Schläuche mit den Segmentalorganen der Anneliden habe ich jenen den gleichen Namen gegeben; dies zu rechtfertigen, war Aufgabe des ersten Aufsatzes „Ueber die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen." Daraus entsprang auch die dort gewählte Bezeichnung der beiden typischen und zuerst auftretenden Theile eines solchen Segmentalorgans: der Eingang oder die Einstülpungsöffnung wurde *Segmentaltrichter* genannt, der in einen Blindsack auslaufende bald weite, bald enge Gang aber *Segmentalgang.* Aus der Umwandlung dieser beiden Theile gehen zunächst die isolirten *Segmentaldrüsenschlingen*, später die mit der Genitalfalte in mehr oder minder innige Beziehung tretenden Theile der *Leydig*'schen Drüse und der eigentlichen Niere hervor.

Das jüngste mir zur Beobachtung gekommene Stadium lieferte mir ein Acanthias-Embryo von 1,5$^{ctm.}$ Gesammtlänge, dessen Leibeshöhle etwa 4$^{mm.}$ lang war; Bauchflossen fehlten vollständig, die Kiemenspalten waren in gleichen Abständen von einander schon in der Gesammtzahl vorhanden.

Die Urnierengänge sind in diesem Stadium schon vollständig ausgebildet, ihre Trichter gross und lang, aber noch nicht in der Mittellinie vereinigt; die Verbindung mit der Cloake war noch nicht hergestellt. In ihrer ganzen Länge behalten sie so ziemlich denselben Durchmesser bei, nur die Form des Durchschnitts ist bald kreisrund, bald plattoval; sie verlaufen schwach geschlängelt. Dies rührt davon her, dass sich die, durch die ganze Länge der Leibeshöhle nur in Form von einfachen Blindsäcken vorhandenen Segmentalorgane dorsal über und an die Urnierengänge anlegen und diese dabei mitunter recht stark zusammendrücken. Mit ihrer ventralen Fläche stossen die Urnierengänge überall hart an das Keimepithel (Taf. XII Fig. 1, 2, 7) oder besser gesagt an das Epithel der Urnierengangwülste an, welche links und rechts vom Mesenterium eine Furche abschliessen, in der die Segmentaltrichter angebracht sind und in der später auch die der Länge nach verlaufenden Genitalfalten entstehen. Das Epithel der Urnierengänge ist ein einfaches grosszelliges Cylinderepithel.

Die Segmentalorgane sind in diesem Stadium überall in der denkbar einfachsten Form kurzer Blindschläuche vorhanden und sie stehen nirgends mit den Urnierengängen in offenbarer Verbindung, obgleich sie diese mit ihrer ventralen Fläche berühren. Der erste Segmentalgang tritt als dünnes Rohr (Taf. XII Fig. 1 sg.) etwa $^1/_5$ Millimeter hinter dem Schluss der Tubenöffnung auf; sein blindes Ende ist nur schwach erweitert und es greift nach aussen nicht über die Aussenkante des Urnierenganges hinaus; diesem letzteren legt es sich eng an, aber die Gränze zwischen beiden ist durch eine feine Linie überall scharf bezeichnet. Schon der zweite Segmentalgang ist dicker, der dritte und alle folgenden noch mehr (Taf. XII Fig. 7 sg.); aber auch dann greift das blinde, meist erweiterte Ende eines solchen nie über den Urnierengang nach aussen hin vor. Die Segmentaltrichter sind noch ganz einfache von ziemlich hohem Cylinderepithel ausgekleidete weitklaffende Oeffnungen ohne jegliche Spur von wulstigen Rändern. Die meisten Segmentalgänge haben einen mittleren Durchmesser von $^1/_{20}$ Millimeter; ihr Lumen $^1/_{60}$—$^1/_{50}$ Millimeter. Dass das letztere nirgends mit der etwas weiteren Höhlung des Urnierenganges in Verbindung steht, ist hier sehr leicht zu erweisen. Die Zahl der vorhandenen Segmentalgänge liess sich an diesem Object nicht mit genügender Sicherheit feststellen; soviel jedoch war ersichtlich, dass sie in ziemlich gleichen Abständen fast in der ganzen Ausdehnung der Leibeshöhle vorkamen. In dem Schema wurden 32—33 angebracht (Taf. XVI Schema A. 1), weil diese Zahl in den nächst älteren Stadien mit grosser Sicherheit als normal erkannt werden konnte.

Die Richtung, welche die Segmentalgänge nehmen, ist hier schon

nicht mehr ganz gerade, d. h. sie senken sich von ihrem Trichter her nicht genau senkrecht auf die Längsaxe des Thieres in die Mittelplatte ein, sondern etwas schräg. Man erhält daher in 2 oder 3 einander folgenden Schnitten mitunter Theile eines und desselben Segmentalganges, auf demselben aber auch leicht Anfang und Ende zweier verschiedener, ebenso oft natürlich auch nur Ende (Taf. XII Fig. 2) oder Anfang (Taf. XII Fig. 1, 7 sg.) eines einzigen. Es macht ferner den Eindruck, als ob auch in diesem Stadium schon eine schwache Windung des Segmentalganges vorhanden sei; ganz gradlinig ist sein Verlauf gewiss auch jetzt schon nicht mehr.

Von Bedeutung für die im nächsten Capitel zu schildernde Entstehungsweise des *Leydig*'schen Ganges sind ferner die zahlreichen Schnitte, wie ich deren einen (Taf. XII Fig. 7) abgebildet habe. Auf der einen Seite liegt der Urnierengang eingezwängt zwischen dem Epithel des Urnierengangwulstes und des Segmentalganges; auf der andern fehlt jede Spur eines Segmentalorgans, der Urnierengang ist hier im Querschnitt rundlich und die kleine eben erst angelegte Cardinalvene (Taf. XII Fig. 7 v. c.) tritt dicht an diesen heran. Das Epithel desselben ist überall einfach, ungeschichtet. In andern Schnitten wieder (Taf. XII Fig. 2 sg.) sieht man neben dem Urnierengang einen grossen runden Körper mit einem Lumen und etwas unregelmässigem, scheinbar geschichteten Epithel; es ist dies aber nur das letzte blinde und erweiterte Ende eines Segmentalganges. Es geht aus diesen Schnitten einmal hervor, dass sich das Epithel des Urnierenganges nirgends dorsal verdickt und dass wenigstens in diesem Stadium kein zweiter, neben jenem liegender, aus den Segmentalgängen entstandener und der Länge nach durchgehender Zellenstrang zu finden ist; überall sind die einzelnen Segmentalschläuche deutlich durch die Stromazellen von einander geschieden.

Im Wesentlichen sind die Verhältnisse noch ganz ähnlich bei einem Embryo von 1,9$^{ctm.}$ Körperlänge (5$^{mm.}$ Leibeshöhlenlänge). Die Segmentalgänge haben sich etwas erweitert und zugleich stärker gekrümmt, sie greifen nun auch nach aussen hin über die Urnierengänge hinaus (Taf. XII Fig. 8). Eine Verbindung ihres Lumens mit dem der letzteren besteht noch nicht; aber an einer kleinen Stelle der Berührungsflächen ist die scharfe Linie, welche im vorigen Stadium überall Segmentalgang von Urnierengang trennte, verschwunden (Taf. XII Fig. 9); hier stossen die Zellen beider Theile hart an einander an, sodass man ohne jenes frühere Stadium leicht geneigt sein könnte, das angeschwollene Ende des Segmentalganges als aus dem Urnierengang durch Wucherung seiner Zellwand entstanden anzusehen. Hier ist die Stelle, wo später die Ver-

einigung der beiden Canäle erfolgt; aber sie entspricht nicht genau dem blinden Ende des Segmentalganges, sondern nur dem mittleren ventralen Theile desselben. Er wächst also nicht mit seinem Ende auf den Urnierengang zu, sondern eigentlich an ihm vorbei, und die Vereinigung zwischen beiden erfolgt an einer, zwischen dem wachsenden blinden Ende des Segmentalganges und dem Trichter gelegenen Stelle. Es bildet somit in diesem Stadium jedes Segmentalorgan eine kurze Schlinge, deren längerer Ast der eigentliche Segmentalgang, deren kürzerer (eigentlich noch nicht vorhandener) die Berührungsstelle mit dem Urnierengang ist und welcher an seiner Umbiegungsstelle einen kleinen Blindsack (Taf. XII Fig. 9) trägt, den eigentlichen Grund des Segmentalganges, der, wie erwähnt, an dem Urnierengang vorbei gewachsen ist. Auch jetzt berühren sich die hintereinander liegenden Segmentalgänge noch nicht, sodass es noch immer sehr leicht ist, den vollständigen Mangel eines neben dem Urnierengang verlaufenden und durchgehenden zweiten Canales (oder soliden Zellstranges) nachzuweisen. Die Zahl der Segmentalgänge liess sich hier mit grosser Sicherheit auf 32—34 feststellen.

Ein Embryo von Mustelus von 1,9$^{ctm.}$ Länge unterschied sich in dem vorderen Theile seiner Niere nur in untergeordneten Verhältnissen von den eben geschilderten Acanthias-Embryonen. Leider war derselbe zu schlecht erhalten, um eine ganz vollständige Schnittreihe herstellen zu können; doch gelang es, eine hinreichend grosse Menge von Schnitten zu erhalten, um mit Sicherheit die vollständige Uebereinstimmung im typischen Verhalten mit Acanthias erkennen zu lassen. Die beiden Tubentrichter sind noch (relativ) weit von einander getrennt; sie gehen ohne alle Unterbrechung in den (Taf. XVI Schema B. 1) primären Urnierengang über; an ihn setzen sich in regelmässigen Abständen kurze Harngänge an, über welche die blinden kolbenförmigen Enden des Segmentalganges hinausgreifen. Die Richtung dieser letzteren ist schräg; und der über die kurze Verbindungsbrücke hinausgreifende Blindsack meist platt mit weitem Lumen und hart an die erwähnte Brücke angelehnt. Hie und da scheint die Höhlung des Urnierenganges schon in diese Brücken überzugehen; indessen war dies nicht mit Sicherheit zu entscheiden, während freilich bei Embryonen von 2,1 und 2,3$^{ctm.}$ Länge diese Verbindung äusserst deutlich ist. Ganz vorn befinden sich einige (3—4) nicht ganz ausgebildete Segmentalgänge, deren blindes Ende sich nicht erweitert hat, und deren Wandung mit dem Urnierengang ebensowenig in Verbindung getreten ist. Die so gebildeten, etwas schräg gestellten kurzen Bögen, welche durch weiteres Wachsthum und Umbildung die Knäuel sowohl der Niere, wie der *Leydig*'schen Drüse aus sich erzeugen, werden ebenso regelmässig wie

bei Acanthias durch zelliges Bindegewebe der Mittelplatten unterbrochen; nirgends geht ein solider Zellstrang neben dem Urnierengang von vorn nach hinten durch. Im hinteren Theile der Niere wird indessen die Uebereinstimmung mit Acanthias stark unterbrochen. Während bei dieser Gattung Embryonen von 1,9$^{ctm.}$ Länge, ja selbst noch ältere und längere (bis zu 2,7$^{ctm.}$ Länge) eine Niere besitzen, welche aus ungefähr 32 isolirten und nur durch den einfachen Urnierengang verbundenen Segmentalorganen besteht: hat sich bei Mustelusembryonen von gleicher Länge in der hinteren Hälfte schon eine dorsal oder innen am Urnierengang liegende Verdickung (Taf. XVI Schema B, und Taf. XII Fig. 38, 39) der Wand des letzteren gebildet, aus welcher, wie nachher zu schildern sein wird, die eigentlichen Harnleiter hervorgehen. Hier tritt also die Sonderung der letzteren früher ein, als die Theilung des Urnierenganges in Eileiter und *Leydig*'schen Gang, während umgekehrt bei Acanthias diese letzteren sich schon weit getrennt haben, ehe die Ausbildung des einfachen Harnleiters beginnt.

Bei dem einen der schon früher („Stammverwandtschaft“ etc., diese „Arbeiten“ Bd. II pag. 40) geschilderten Scyllium-Embryonen von 2,4$^{ctm.}$ Länge ist das Verhältniss genau, wie bei Mustelus. Im vordern Theile der Niere stehen die Segmentalgänge durch kurze Bögen mit dem primären Urnierengang (diese Arbeiten Bd. II Taf. IV Fig. 21—23) in directer Verbindung (Taf. XVI Schema C 1); im hinteren Theile dagegen treten sie an gesonderte mit dem Urnierengang theilweise verbundene und ihm parallel laufende (im Schema gelbe) Canäle heran, welche, wie die Schnittreihen von etwas weiter entwickelten Embryonen beweisen, nur die Harnleiter sein können.

Bei der grossen Uereinstimmung im Bau der Niere erwachsener Plagiostomen lässt sich annehmen, dass die hier an 3 Arten gewonnenen Resultate (welchen sich die von *Balfour* an Haien und *Schultz* an Zitterrochen anreihen) auf alle Gattungen übertragen lassen, abgesehen natürlich von der verschiedenen Zeitfolge in ihrer weiteren Umbildung. Dies als richtig angenommen, wäre die typische, erste Anlage der gesammten Niere bei Plagiostomen etwa in folgender Weise zu beschreiben. Mit dem zuerst soliden, nachher sich aushöhlenden, primären Urnierengang verbinden sich die ursprünglich blind geschlossenen, durch Einsenkung des Keimepithels von innen nach aussen hin entstehenden Segmentalgänge in der Art, dass ihr erweiterter Endsack an jenem vorbei wächst, an der Berührungsstelle des Halses des Segmentalganges aber eine Vereinigung mit der dorsalen Wandung des Urnierenganges erfolgt. Diese ursprünglich solide kurze Zellbrücke verlängert sich und höhlt sich schliesslich aus

sodass nun die Höhlungen der Segmentalgänge mit dem Lumen des Urnierenganges in Verbindung gesetzt werden. Die von den einzelnen Segmentalgängen gebildeten, schräg gestellten Schlingen tragen eine zur Seite gebogene blindsackartige Anschwellung, von welcher aus, wie wir gleich sehen werden, die Umbildung der Segmentalbögen zu den eigentlichen geknäuelten Segmentaldrüsen erfolgt. Es entsteht also die Niere der Plagiostomen aus der Vereinigung zweier ursprünglich gänzlich getrennter und verschiedenartiger Anlagen: der primären, der Länge nach verlaufenden Urnierengänge und der in jedem Leibeshöhlensegment paarweise von innen aus lateralwärts wachsenden Segmentalgänge. Durch die Umbildung der letzteren allein entstehen die Segmentalknäuel der eigentlichen Niere und der *Leydig*'schen Drüse, während jener die Harnleiter, Samenleiter und Eileiter aus sich hervorgehen lässt.

§ 8. Weiteres Wachsthum und Umbildung der Segmentalgänge zu den Segmentaldrüsen und Ausbildung der Malpighischen Körperchen.

Meine Untersuchungen sind in Bezug auf diesen Punct, wie ich gleich von vornherein bemerken will, nicht sehr weit gediehen. Einmal gehört die Untersuchung der Entstehung und des Wachsthums der Segmentalknäuel zu den allerschwierigsten Aufgaben; denn wenn erst einmal diese letzteren sich zu bilden begonnen haben, so ist weder durch Zerzupfung, noch durch die Querschnittmethode eine genügende Sicherheit der Resultate zu gewinnen. Es kommt dazu, wenigstens als ein für mich momentan bestehendes Hinderniss, die geringe Bedeutung, welche die spätere Ausbildung der Nierenknäuel für die hier in's Auge gefassten allgemeinen Fragen hat; von Interesse ist es allein, die Verbindungsweise mit dem primären Urnierengang und die Vereinigung der männlichen Keimdrüse mit dem letzteren durch die Segmentalgänge, sowie deren primäre Betheiligung am Aufbau der Nierenknäuel aufzuklären. Der vornehmste Grund aber dafür, dass ich diese Puncte nicht nach jeder Richtung hin befriedigend verfolgen konnte, liegt in der Beschränktheit des mir zur Verfügung stehenden Materials; denn zufälliger Weise habe ich unter den 120 Embryonen, die von mir selbst gesammelt und zubereitet wurden, nur 5 Exemplare von der für diesen Punct besonders wichtigen Länge zwischen 2 und 3$^{ctm.}$ Gesammtlänge erhalten. Trotzdem glaube ich auch mit dem sehr beschränkten Material die wesentlichsten, allgemeinen Züge der Ausbildung der einzelnen Segmentalknäuel feststellen zu können.

Aus dem Früheren geht hervor, dass sich in je einem Körpersegment ein Paar von Segmentalschläuchen durch Einstülpung vom Peritonealepithel

hèr bildet. Aus der Einstülpungsöffnung geht der spätere Wimpertrichter hervor, der meist von Anfang an schmälere Anfangstheil des Schlauches wird der Segmentalgang und der ursprünglich blind geschlossene Grund desselben liefert die Stelle, von welcher aus die Schlingen und die *Malpighi*'schen Körperchen der Nierenknäuel sich bilden. Die Richtung dieser Segmentalschläuche ist gleich von Anfang an ein wenig schräg, sodass man auf einem senkrecht gegen die Axe des Thieres geführten Schnitt von hinreichender Dünnheit nie einen solchen seiner ganzen Ausdehnung nach trifft; er ist vielmehr schon bei ganz kleinen Embryonen meist durch 2—3 Schnitte hindurch zu verfolgen. Trichter und Insertionsstelle am Urnierengang liegen somit nicht in einer Verticalebene und ihre Entfernung in der Längsrichtung von einander ist so gross, dass sie die Entfernung zwischen den zwei benachbarte Urwirbel trennenden Septen etwas überschreitet. Es liegt daher die Insertionsstelle des Segmentalganges am Urnierengang in einem andren Segment, als die Trichteröffnung; eine Thatsache, welche bereits in meinem ersten Aufsatz hervorgehoben und verwerthet wurde.

Die Verbindung zwischen dem Grunde des Segmentalschlauches und dem Urnierengang erfolgt, wie oben gezeigt wurde, durch eine seitliche Verwachsung beider; es greift somit das oft sehr stark anschwellende blinde Ende des ersteren über die Berührungsstelle hinaus nach auswärts über. Ursprünglich ist die Verbindungsbrücke (Taf. XII Fig. 9) sehr kurz und ganz solide; hat sich durch seine Aushöhlung das Lumen des Urnierenganges mit dem des Segmentalschlauches in Verbindung gesetzt — sodass nun eigentlich erst jener seinen Namen verdient —, so ist auch eine Verlängerung dieser Brücke eingetreten, welche bald so gross wird, dass diese erste Anlage eines segmentalen Harnleiters fast ebenso lang ist, wie der Segmentalgang selbst (Taf. XIII Fig. 4, 5, 6 c. r.). Dort, wo beide in einander übergehen, hängt der kurze Blindsack, dessen Lumen nun meistens platt erscheint, theilweise ventralwärts gegen den Urnierengang zu (Taf. XIII Fig. 4, 5, 6 m c.). Es bildet also jetzt jedes Segmentalorgan einen steil nach dem Rücken zu und zugleich etwas schräg gestellten Bogen, dessen einer Schenkel der Segmentalgang (s. g.), dessen anderer der segmentale oder primäre Harnleiter (c. r.) ist und an dessen scharf geknickter Umbiegungsstelle ein noch ziemlich kurzer einfacher plattgedrückter Blindsack (m. c.) hängt. Dieser letztere ist entstanden aus dem vorhin erwähnten blindsackartig über den Urnierengang hinausgreifenden Grund des Segmentalschlauches; von ihm aus entwickeln sich theils neue Aeste der Harncanälchen, theils auch das primäre *Malpighi*'sche

Körperchen, während gleichzeitig die beiden Schenkel — der Harngang und der Segmentalgang — sich mehr und mehr strecken und zu winden anfangen.

Die weitere Umbildung genau zu verfolgen, war mir leider mit dem ungenügenden Material nicht möglich; auch ist der ganze Vorgang, wie gesagt, ein so complicirter, dass ich es fast für unmöglich halten möchte, durch die bisher geübten Untersuchungsmethoden zur Klarheit zu kommen. Das Eine nur kann ich als sicher hinstellen: dass sich in einem gewissen Theile des erwähnten blindsackförmigen Grundes des Segmentalganges das primäre *Malpgihi*'sche Körperchen entwickelt, die secundären aber an neu auftretenden gleichfalls vom erweiterten Grund des Segmentalganges entspringenden Nierencanälchen entstehen. Man findet nemlich bei Embryonen zwischen 3 und 6$^{ctm.}$ Länge, welche meistens in jedem Segmentalorgan erst ein einziges gut ausgebildetes *Malpighi*'sches Körperchen besitzen, unter diesem und direct mit ihm verbunden eine sehr auffallend gebaute Blase mit an einer Seite stark eingebuchteter Wandung und sehr hohem Cylinderepithel. Besonders stark ist dieselbe bei Scymnus lichia entwickelt. Ihr Lumen steht, wie oben schon bemerkt, mit der Höhlung des *Malpighi*'schen Körperchens in Verbindung, zugleich aber geht es auch in den Segmentalgang über, dessen Wimperepithel sowohl in die *Malpighi*'sche Kapsel, wie in die andre Blase hinein zieht. Es ist Thatsache, dass auf ihr, oder besser gesagt, durch Umwandlung ihres dorsalen Theiles das primäre *Malpighi*'sche Körperchen (Taf. XIII Fig. 6 m. c.) entsteht, indem in diesen der Glomerulus hineingestülpt wird; beide zusammen gehen zweifelfellos hervor aus dem vorhin beschriebenen Blindsack der primären Segmentalschlinge. Ganz ebenso nun, wie ursprünglich das erste *Malpighi*'sche Körperchen durch Abschnürung eines Theils des ersten Segmentalblindsacks entsteht, so gehen aus der eben erwähnten Blase die später auftretenden hervor und zwar, wie es scheint durch Knospung nach verschiedenen Richtungen hin aus dieser heraus. Es liegt ferner genau an derselben Stelle, also an der ventralen Seite jedes Segmentalorgan's, auch bei erwachsenen Thieren, eine mehr oder minder grosse verschieden gelappte Blase (Taf. XIII Fig. 15 a), mit welcher sich zweifellos der Segmentalgang (bei Haien mit persistirenden Segmentaltrichtern) verbindet; von ihr aus gehen nach den verschiedensten Richtungen hin meist recht feine Harncanälchen, die freilich nur selten wegen ihrer starken Windungen zu einem *Malpighi*'schen Körperchen zu verfolgen sind. Schon bei reifen Embryonen ist sie oft genug — so bei Acanthias — stark gelappt, und unregelmäsig besetzt mit zelligen Ausbuchtungen, von denen sich nicht mehr entscheiden liess, ob sie hohl waren oder nicht. Es ist

möglich, dass diese Ausbuchtungen nur Auswüchse sind, wie sie sonst auch noch an den Segmentalgängen der Plagiostomen vorkommen (s. Taf. V Fig. 8—10); ebensowohl aber könnten es auch in Bildung begriffene Harncanälchen oder selbst Anlagen zu einem vielleicht erst später zur Ausbildung kommenden Canal sein, den ich in typischer Weise ausgebildet, allerdings bis jetzt nur bei einem fast erwachsenen männlichen Embryo von Scymnus lichia und Centrina Salviani sowie bei dem erwachsenen Mustelus gefunden habe. Gleiche Lage im Segmentalorgan und Verbindung mit dem Segmentalgang (Taf. XIII Fig. 15 s. g.) beweisen, dass diese Blase mit jenem ersten schon bei jungen Embryonen bemerkbaren Blindsack der Segmentalschlinge identisch sein muss, obgleich dieser Identificirung scheinbar die Thatsache entgegensteht, dass schon beim erwachsenen Embryo kein *Malpighi*'sches Körperchen mit der erwähnten Blase in Verbindung steht, während ein solches doch nach meinen eben gegebenen Mittheilungen bei den jungen Embryonen immer vorhanden sein soll. Dies kann aber einmal darauf beruhen, dass das primäre *Malpighi*'sche Körperchen, welches der erwähnten Blase hart anliegt bei jungen Embryonen (Taf. XIII Fig. 6 m. c.), später zu Grunde geht, oder es kann zweitens von ihr abgerückt sein durch die Streckung und gleichzeitige Verdünnung der ursprünglich kurzen und dicken Brücke zwischen beiden. Es ist einstweilen nicht möglich, hierüber Entscheidung zu treffen; doch giebt es gewisse Verhältnisse, welche es sehr wahrscheinlich machen, dass es wohl meistens zu Grunde gegangen sein mag.

Hiefür sprechen nemlich die schon früher genau geschilderten Verhältnisse an den rudimentären *Leydig*'schen Drüsen bei Weibchen gewisser Plagiostomen. Von Chiloscyllium habe ich oben ein echtes, mit einem Gefässknäuel versehenes *Malpighi*'sches Körperchen beschrieben, welches einerseits mit einem in den *Leydig*'schen Knäuel eindringenden Harncanal, andrerseits mit einem zweifellosen, den *Leydig*'schen Gang kreuzenden Segmentalgang in Verbindung stand (Taf. VI Fig. 7; Taf. V Fig. 4). In den dicht davor gelegenen *Leydig*'schen Knäueln kamen nur noch rudimentäre *Malpighi*'sche Körperchen vor, noch weiter nach vorn zu fehlten sie sogar ganz, obgleich Reste der Segmentalgänge noch vorhanden waren (Taf. V Fig. 4). Nun habe ich niemals im vorderen Ende der *Leydig*'schen Drüse, welches beim Weibchen stark verkümmert, beim Männchen zum Nebenhoden wird, mehr als 1 *Malpighi*'sches Körperchen in je einem *Leydig*'schen Knäuel gefunden; meistens fehlen sie sogar ganz. Immer aber fehlt die im hinteren Abschnitt und in der eigentlichen Niere deutlich sichtbare Blase, welche mit dem entsprechenden Segmentalgang communicirt, und als Organ für die Neuerzeugung von *Malpighi*'schen

Körperchen dient und mit welcher das primäre *Malpighi*'sche Körperchen direct verbunden war. Da nun ursprünglich alle vollständigen mit dem primären Urnierengang in Verbindung tretenden Segmentalschlingen auch den erwähnten Blindsack tragen, aus dessen Umwandlung theils das dorsal liegende primäre *Malpighi*'sche Körperchen, theils die Blase, aus welcher neue gebildet werden könnten, entstehen: so muss in einem grossen Theil der *Leydig*'schen Knäuel diese letztere überhaupt gar nicht zur Ausbildung gekommen, das erste *Malpighi*'sche Körperchen aber mehr oder minder vollständig verschwunden sein. Dies letztere wird nnn auffallender Weise bei Männchen weniger, als bei Weibchen resorbirt, so dass man bei jenen oft bis in's vorderste Ende des Nebenhodens (oder der *Leydig*'schen Drüse) noch *Malpighi*'sche Körperchen findet, während sie den Weibchen derselben Art hier gänzlich fehlen.

In dem jetzt zu schildernden Verhalten der Segmentalgänge und primären *Malpighi*'schen Körperchen bei den Männchen liegt ein weiteres Argument für die obige Annahme, dass es im Vorderende (Geschlechtstheil) der *Leydig*'schen Drüse nie zur Ausbildung einer solchen Bildungsblase secundärer *Malpighi*'scher Körperchen komme und dass der nicht ganz constante Mangel der primären nur auf einer Rückbildung beruhe. Bei einem fast erwachsenen Männchen von Mustelus vereinigen sich die 2 oder 3 aus der Hodenbasis kommenden zu vasa efferentia umgebildeten Segmentalgänge (Taf. IX Fig. 8 sg) an der unteren Nierenfläche und nahe dem inneren Rande zu einem an der Niere herablaufenden Längscanal, welcher stark geknickt ist, und hie und da ein weitbogiges (Taf. IX Fig. 8 r. d. c.) Netzwerk bildet; 3 fast senkrecht auf seine Längsrichtung stehende Canäle treten nach kurzem Verlaufe (Taf. IX Fig. 8 c. m. 2—4) an je ein mit sehr schönem Gefässknäuel versehenes *Malpighi*'sches Körperchen heran. Es schien, als ob die Höhlungen dieser letzteren, welche zweifellos nach der andern Seite hin (Taf. IX Fig. 8, Fig. 10) in Harncanälchen übergehen, nicht mit derjenigen des am Nierenrande liegenden Canals in Verbindung stünden; doch liess sich an dem einzigen zu Gebote stehenden Exemplar hierüber keine vollständige Sicherheit gewinnen. Ein viertes, weiter nach unten liegendes, senkrecht gegen den „Nierenrandcanal" gestelltes Harncanälchen endigte blind (Taf. IX Fig. 8 a), ohne in ein *Malpighi*'sches Körperchen überzugehen; ein fünftes endlich bildete um den *Leydig*'schen Gang herum (Taf. IX Fig. 8 c. m. 1) eine Schlinge, trug seitlich ein ganz kurz gestieltes, gut entwickeltes *Malpighi*'sches Körperchen und ging dann über in ein neben dem *Leydig*'schen Gang verlaufendes Harncanälchen, welches sich nicht mit diesem verband (Taf. IX Fig. 8 r. d. c.'), sondern über ihm weg in

die Schlingen des *Leydig*'schen Knäuel's eintrat. Von einer mit den erwähnten 4 *Malpighi*'schen Körperchen in Verbindung stehenden Blase, von welcher aus etwa die Neubildung secundärer *Malpighi*'scher Körperchen hätte vor sich gehen können, war nichts zu sehen.

Ein solcher Nierenrandcanal ist bekanntlich von *Bidder* auch bei verschiedenen Amphibien beschrieben worden.[1]) Er hat ihn abgebildet von Rana temporaria, Salamandra maculata, Triton taeniatus und Menopoma. Auch die Verbindung desselben mit *Malpighi*'schen Körperchen (l. c. Fig. IV von Triton taeniatus) ist ihm bekannt gewesen, und die Uebereinstimmung in dieser Beziehung mit Mustelus, Scymnus und Centrina ist, wie man aus der von mir gegebenen Abbildung ersieht, scheinbar eine ganz vollständige. Nur darin hat sich *Bidder* versehen, dass er den von ihm deutlich gezeichneten Glomerulus nicht in der Kapsel des *Malpighi*'schen Körperchens, sondern neben ihr liegen lässt.

Es findet sich hier also, abgesehen von dem später zu besprechenden Centralcanal des Hodennetzes, welcher aus der Verwachsung der Segmentaltrichter entsteht, noch ein zweiter, durch die Vereinigung der zu vasa efferentia werdenden Segmentalgänge gebildeter Canal, der *Nierenrandcanal*, von dessen äusserer Seite erst die kurzen, in das primäre *Malpighi*'sche Körperchen führenden Canäle entspringen. Ganz das gleiche Verhalten habe ich bei dem fast erwachsenen männlichen Centrina-Embryo gefunden (Taf. XV Fig. 13, 14). Hier kommen in ziemlich regelmässigen Abständen 5 vasa efferentia aus dem basalen Hodennetz heraus (Taf. XV Fig. 13); sie treten an einen über dem *Leydig*'schen Gang verlaufenden Längscanal, den Nierenrandcanal, heran; hinten verbinden sich mit dem letzteren noch 2 Segmentalgänge, welche gegen den Hoden zu blind geschlossen endigen, also nicht in das Hodennetz übergehen; vorne findet sich noch ein kurzer Segmentalgang (Taf. XV Fig. 13 sg,), dessen 2 Gabeläste sich an sehr grosse, mit Wimperepithel ausgekleidete Cysten ansetzen, die aber von dem Hodennetz ganz getrennt zu sein scheinen. Mit dem Nierenrandcanal verbinden sich mindestens 4, wahrscheinlich aber 5 gut entwickelte *Malpighi*'sche Körperchen, welche nach aussen vom Nierenrandcanal liegen; von jedem entspringt ein in die *Leydig*'schen Knäuel eindringendes Harncanälchen, dessen Lumen continuirlich in die Höhlung der *Malpighi*'schen Kapsel übergeht (Taf. XV Fig. 14) und durch diese auch mit den vasa efferentia in Verbindung steht. Hier ist also auch

---

[1]) *Bidder*, Vergleichend anatomische und histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- u. Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. Dorpat 1846.

die Möglichkeit, wenn nicht die Nothwendigkeit gegeben, dass der Same, welcher aus dem Hodennetz heraustritt, zunächst den Nierenrandcanal und dann auch wohl zum Theil die *Malpighi*'schen Körperchen durchströmt, ehe er durch einen Theil der *Leydig*'schen Knäuel hindurch in das vas deferens (d. h. den *Leydig*'schen Gang) eintritt. Es schliesst sich dies, allerdings nicht bei allen Selachiern (z. B. sicherlich nicht bei den Rochen) vorkommende Verhältniss, genau an das durch *Bidder*, *Wittich* und *Leydig* von Amphibien Beschriebene an, und es wird somit, ganz im Gegensatz zum herrschenden physiologischen Dogma, auch hierdurch wieder die längst von den Zoologen angenommene Thatsache bestätigt, dass das Sperma auf seinem Wege vom Hoden zum Ausführgang einen Theil der Nierencanälchen (der Urniere) und ihrer *Malpighi*'schen Körperchen zu durchlaufen habe. Ich kann bei dieser Gelegenheit den Wunsch nicht unterdrücken, es möchten die medicinischen Physiologen gerade bei ihren Darstellungen vom Bau der Niere doch etwas mehr die Angaben der Zoologen, namentlich *Leydig*'s, berücksichtigt haben, als geschehen ist; dann würden sie wohl davor bewahrt worden sein, ein so gründlich falsches Schema von der Fisch- und Amphibienniere aufzustellen, wie es in dem bekannten histologischen Sammelwerk von *Stricker* und auch anderswo geschehen ist.

Das Schema eines typisch ausgebildeten Segmentalorgans der eigentlichen Niere ist hiernach eine mit Segmentaltrichter versehene Segmentalschlinge, von deren zu einem Blindsack oder einer Blase erweiterten Umbiegungsstelle aus durch Sprossung die Neubildung von Harncanälchen und secundären *Malpighi*'schen Körperchen erfolgt, während das ursprünglich mit jener Blase direct verbundene primäre *Malpighi*'sche Körperchen verschwindet. Im Geschlechtstheil der *Leydig*'schen Drüse dagegen bleiben die secundären *Malpighi*'schen Körperchen und ihre Bildungsblase — wenn es überhaupt zur Ausbildung solcher kommt — vielleicht nie bestehen, wohl aber die primären; im männlichen Geschlecht namentlich sitzen die letzteren an dem das Sperma aus den Segmentalgängen aufnehmenden Nierenrandcanal so an, dass dadurch das Durchtreten des Samens durch die primären *Malpighi*'schen Körperchen sehr wahrscheinlich gemacht wird. Nur bei den Plagiostomen mit einem einzigen vas efferens (z. B. Rochen) scheinen auch diese vollständig zu verschwinden; wenigstens habe ich sie dann immer vergeblich gesucht. Abgesehen von diesen durch die Verbindung mit der Keimdrüse bedingten Verschiedenheiten und der Anwesenheit der *Malpighi*'schen Körperchen kann man somit ein einzelnes Segmentalorgan am Besten mit dem von Saenuris vergleichen, bei welchem

nach *Gegenbaur*[1]) der eigentliche Drüsentheil gleichfalls in Form einer gelappten Drüse seitlich an dem stark gewundenen Segmentalgang ansitzt.

Es ist jetzt geboten, hier kurz einer eigenthümlichen Darstellung von der Haifischniere zu gedenken, die jüngst durch *Fritz Meier*[2]) in Leipzig gegeben wurde und welche offenbar die für die herrschende Anschauung in der medicinischen Nierenphysiologie so unbequeme Verbindung der Leibeshöhle mit den Harncanälchen aus dem Wege zu räumen bestimmt ist. Dieser Beobachter behauptet von den Segmentalgängen aus — welche ich selbst ihm in Helgoland zuerst gezeigt habe —, eine Blase injicirt zu haben, welche an der ventralen Fläche jedes Segmentalorgans liege, nicht vom *Leydig*'schen Gang oder Harnleiter aus zu injiciren und wegen ihres zelligen Inhalts als eine Lymphdrüse anzusprechen sei. Diese lymphdrüsenartigen Organe *Meier*s (l. c. pag. 39) sind allerdings an der bezeichneten Stelle vorhanden, sie stehen auch mit dem Segmentalgang in Verbindung, aber sie haben factisch nichts mit Lymphdrüsen zu thun; sie sind vielmehr nichts weiter, als die eben beschriebenen, aus dem ersten Blindsack der primären Segmentalschlinge entstandenen Bildungsblasen neuer Harncanälchen und *Malpighi*'schen Körperchen. *Meier* meint, sie seien mir unbekannt geblieben, obgleich ich sie längst abgebildet habe (Stammverwandtschaft etc. Taf. IV Fig. 17); ich legte kein Gewicht auf ihre Beschreibung, da es damals nicht mein Zweck war, die Plagiostomenniere genau zu untersuchen, sondern nur die typische Zusammensetzung der Urniere aus isolirt entstehenden und secundär erst mit dem primären Urnierengang in Verbindung tretenden Segmentalorganen zu erweisen. Es geht nun wohl zur Genüge aus der eben gelieferten Darstellung von der ersten Entstehung und der weiteren Umbildung der primären Segmentalgänge hervor, dass die von *Meier* durch den Segmentalgang injicirten Organe keine Lymphdrüsen sein können; denn sie stehen sowohl mit den *Malpighi*'schen Körperchen, wie mit den Harncanälchen in Verbindung und ihr Epithel hat absolut keine Aehnlichkeit mit Lymphzellen, sondern es wimpert da, wo der Segmentalgang in sie einmündet und es ist ausnahmslos ein sehr schön entwickeltes hohes Cylinderepithel; sie haben ferner Höhlungen, welche mit denen der von ihnen ausgehenden Canäle in directer Verbindung stehen; sie entstehen endlich

---

1) *Gegenbaur*, Ueber die sogenannten Respirationsorgane des Regenwurms. Z. f. w. Z. 1852. Bd. IV. Taf. XII Fig. 3.

2) *F. Meier*, Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitzungsberichte der naturf. Gesellschaft in Leipzig 1875. No. 2, 3, 4 p. 38—44.

aus dem blindsackartigen Ende der primären Segmentalschlinge. Dagegen stehen die wirklich hier vorkommenden, aber nie eine Höhlung enthaltenden Lymphdrüsen oder Nebennieren nie mit dem Segmentalgang in Verbindung; sie sind allseitig abgerundet und zeigen die typische von *Leydig* genau beschriebene Nebennierenstructur (s. oben); sie sind endlich gleich von Beginn an als rundliche Zellmassen (nicht als Zellstränge, wie ich irrthümlich früher angab, Stammverwandtschaft etc. p. 39 Taf. III Fig. 3—7 etc.) neben den einfachsten Einsenkungen der Segmentalgänge in je einem Metamer vorhanden, während jene vom Segmentalgang aus injicirbaren Blasen erst sehr viel später entstehen. *Meier*'s für seine entschieden falsche Deutung allein verwendbaren Beobachtungen sind die Unmöglichkeit, diese Blasen vom Harnleiter aus zu injiciren und die Leichtigkeit, mit der nach ihm die Injectionsmasse aus ihnen heraus zwischen die Harncanälchen eindringt (l. c. pag. 40). Beides ist sehr erklärlich. Die ungemein dicht verschlungenen Windungen der Harncanälchen machen es, wie schon *Hyrtl* längst gewusst hat, sehr schwer oder unmöglich, selbst die *Malpighi*'schen Körperchen vom Harnleiter aus zu injiciren; die dünne Wandung der Blasen und der Mangel besonderer Kapseln um diese — den *Meier* selbst angiebt — lassen es sehr natürlich scheinen, dass sich bei verstärktem Druck von ihnen aus regelmässig Extravasate bilden. Hätte *Meier* sich die Mühe genommen, durch Schnittreihen die allmälige Umbildung der primären Segmentalschlinge zu verfolgen, wie ich es gethan habe, statt sich auf die einzige und *Hyrtl*'s und meiner Meinung nach hier sehr wenig brauchbare Methode der Injection zu verlassen, so würde er zweifellos zu dem richtigen Resultate gekommen sein, dass die mit dem Segmentaltrichter beginnenden Segmentalgänge thatsächlich in die Harncanälchen der *Leydig*'schen oder der Nierenknäuel übergehen. Allerdings zwingt diese Verbindung der Höhlungen eines secretorischen, bei den Plagiostomen zeitlebens beständigen Apparates mit der Leibeshöhle die Physiologen, ihre Anschauungen in Bezug auf die Function der Niere wesentlich zu modificiren; namentlich, da bei dem fast exclusiv physiologischen Frosch durch *Spengel*[1]) ganz ähnlich gebaute und mit *Malpighi*'schen Körperchen in Verbindung stehende Trichtergänge nachgewiesen wurden. *Meier*[2]) hat unabhängig von *Spengel* die gleiche wichtige Entdeckung gemacht, und nur etwas später publicirt; aber er nennt hier die Trichteröffnungen Stomata und er behauptet auch hier wieder, dass in dem Grunde der von ihnen

---

1) *Spengel*, Wimpertrichter in der Amphibienniere. Medic. Centralbl. 1875 No. 23.

2) *F. Meier*, Beitrag etc. Leipziger Sitzungsberichte 1875 p. 38—44.

ausgehenden Wimpercanäle viele Lymphkörper lägen (l. c. p. 44). Am Vorderende der Niere von Salamandern und Tritonen, noch besser an der ganzen Niere der Coecilien hätte *Meier* sich mit einiger Geduld und geschickter Präparation leicht überzeugen können, dass sie in echte *Malpighi*'sche Körperchen übergehen, in welches grade wie bei Haien das Wimperepithel eine Strecke weit eindringt. Ich habe indessen nicht nöthig, hier auf eine Erörterung über diese Differenzen zwischen *Spengel*'s Beobachtungen und denen *Meier*'s näher einzugehen, da Jener bald selbst Gelegenheit dazu haben wird. Ebensowenig brauche ich auf mehrere von *Meier* in seinem angezogenen Artikel gegebenen falschen Citate meiner Worte und unrichtige Interpretation meiner Beobachtungen oder meiner Darstellung Rücksicht zu nehmen.

§ 9. Umbildung des primären Urnierenganges in Eileiter, Leydig'schen Gang und Harnleiter.

Beeinflusst durch die bislang herrschenden Ansichten von den Homologien der *Wolf*'schen und *Müller*'schen Gänge in der Wirbelthierreihe und von den so bestimmt auftretenden Behauptungen über ihre Entstehungsweise, habe ich in meinen bisherigen Publicationen immer, wie *Balfour*, die Ansicht festgehalten, es sei der bei den Haien zuerst auftretende, mit einer Trichteröffnung versehene, primäre Urnierengang dem *Müller*'schen Gang oder Oviduct gleichzustellen. Ich habe ferner die Meinung *Balfour*'s getheilt, als müsse der *Wolf*'sche Gang vom *Müller*'schen unabhängig entstehen, und ich habe ihn lange Zeit als direct durch die Verschmelzung der in den primären Urnierengang einmündenden Harncanäle gebildet angesehen. Es wäre dann der *Leydig*'sche Gang hervorgegangen aus der Verwachsung der Enden der einzelnen Segmentalorgane, also gänzlich verschieden von dem primären Urnierengang, welcher sich nach der bisherigen Annahme beim Weibchen direct in den Eileiter, beim Männchen in die Rudimente der gleichen Theile (männliche Tuben und Uterus masculinus) umwandeln sollte.

Beides aber ist vollständig falsch, und die Entstehungsweise der 3 Ausführgänge des Urogenitalsystems ist bei den Haien eine viel einfachere, wie ich jetzt zu erweisen im Stande bin. Diese Erkenntniss des wahren Bildungsvorganges gewann ich freilich erst, nachdem ich etwa 40 Embryonen in den Grössen von 2—6$^{ctm.}$ Länge in ganz lückenlose Schnittreihen zerlegt hatte; für die Richtigkeit des gewonnenen Resultats bürgen mir vor Allem auch die im Anfang der Untersuchung vor $1^1/_2$ Jahren gemachten Schnittreihen von Acanthias und Scyllium, welche ich jetzt erst, nachdem ich mich von dem Einfluss des herrschenden Dogma's frei zu machen gewusst, recht zu deuten im Stande bin.

Zuerst tritt, wie im vorhergehenden Paragraphen auseinandergesetzt, der mit einem offnen Trichterende versehene primäre Urnierengang mit den einzelnen Segmentalorganen in Verbindung. Dieses Stadium ist, genau nach einer vollständigen Schnittreihe eines Embryo von 1,9$^{ctm.}$ Körperlänge hergestellt, in dem Schema A. 2 (Taf. XVI) wiedergegeben: der schwarze Gang ist der primäre Urnierengang, in den sich die grünen Segmentalgänge ohne bedeutende Windungen ergiessen. Dieser primäre Urnierengang enthält nun die Anlage für alle 3 eben in der Capitelüberschrift genannten Canäle in sich; er spaltet sich einfach in den Eileiter, *Leydig*'schen Gang und Harnleiter der Länge nach und zwar beginnt diese Spaltung vorne zuerst und sie schreitet nach und nach von vorn nach hinten weiter fort. Auf die allgemeine Bedeutung dieser jetzt völlig feststehenden Thatsache, werde ich später zurückkommen müssen; hier handelt es sich zunächst nur um den Nachweis ihrer Richtigkeit.

Da die Zeitfolge der Abspaltung der verschiedenen aus dem primären Urnierengang hervorgehenden Canäle nicht bei allen untersuchten Arten die gleiche ist, und die Wichtigkeit des Gegenstandes ein Eingehen in die Einzelheiten der Vorgänge verlangt, so schildere ich diese, wie ich sie mehr oder minder vollständig bei den Embryonen verschiedener Arten beobachtet habe.

Um eine allzugrosse doch nur verwirrende Anhäufung von Durchschnittsbildern zu vermeiden, habe ich die jetzt zu schildernden Entwickelungsvorgänge in schematischen Bildern dargestellt; um den Ueberblick zu erleichtern, habe ich die homologen Theile durch die gleiche Farbe bezeichnet, sodass auf den ersten Blick aus diesen bunten Bildern der Vorgang bei der Entstehung der 3 Canäle ersichtlich ist. Mit grüner Farbe habe ich in den 2 ersten indifferenten Stadien die Segmentalorgane, in den späteren nur die Segmentalgänge und Segmentaltrichter bezeichnet; schwarz wurde überall der primäre Urnierengang mit den ihm zugehörigen Segmentalknäueln gemalt, blau der Eileiter (resp. männliche Tube), roth der *Leydig*'sche Gang und die *Leydig*'schen Knäuel, gelb die Harnleiter und die zur eigentlichen Niere gehörigen Segmentaldrüsen. Bei den Weibchen liess sich dies ziemlich scharf durchführen, bei den Männchen weniger streng, da bei diesen die Unregelmässigkeiten in der Ausbildung der dem Eileiter entsprechenden Theile dies nicht gestatten. Jedem einzelnen der nach den Grössen geordneten Schemata ist sowohl die Körperlänge wie die der Leibeshöhle (d. h. die Distanz zwischen vorderem Tubenende und After) beigefügt. Es versteht sich dabei von selbst, dass diese Masse keine absolute Geltung beanspruchen können, da die Embryonen bei ihrer Erhärtung hin und wieder einige Krümmungen annahmen, welche eine völlig

genaue Messung ihrer Längen unmöglich machten. Man darf daher auch in den getreu nach je einer Schnittreihe hergestellten Bildern keine vollständige Uebereinstimmung erwarten. Aber sie stimmen trotz kleiner Incongruenzen im Ganzen so vortrefflich zu einander, dass solche Abweichungen doch nirgends das allgemeine, in den Bildern dargestellte Umbildungsschema zu verwirren vermögen. Es versteht sich endlich auch von selbst, dass die Zahl der einzelnen Segmentalorgane, wie sie den drei in der Bildung begriffenen Abschnitten der ganzen Niere entspricht, nicht willkürlich angenommen, sondern durch Zählung festgestellt wurde; das war freilich oft nicht leicht, aber im Ganzen stimmten doch immer die Resultate bis auf Differenzen von 1—3 Segmentalgängen im ganzen Verlauf der Niere überein: Verschiedenheiten, welche zum Theil wohl durch irrthümliche Zählung erzeugt sein, zum Theil aber auch leicht auf individuellen Unterschieden beruhen können. Dagegen mussten die in Flächenschnitten sich meist deckenden Gänge schematisch auseinander gezogen dargestellt werden, um das Schema der Entwickelung graphisch wiedergeben zu können; ebenso war es um der Einfachheit willen nothwendig, die Segmentalknäuel in conventioneller Weise anzudeuten, was hier durch die den Urnierengang oder *Müller*'schen Canal kreuzenden Bögen geschah. Der gewöhnlich ventral liegende Eileiter wurde nach aussen hin, der eigentliche meist dorsal über dem *Leydig*'schen Gang liegende Harnleiter nach innen zu gelegt. Controllirt wurden endlich die durch Querschnittsreihen gewonnenen Resultate durch Längsschnitte, welche indess zur Feststellung derselben allein nie genügten.

A. Entstehung des Leydig'schen *Ganges und des Eileiters bei Weibchen.* Als Grundlage für die folgende Schilderung benutze ich die Verhältnisse, wie ich sie bei Embryonen von *Acanthias vulgaris* getroffen habe. Schon in sehr frühen Stadien sind die *weiblichen Embryonen* an Querschnitten aus der vorderen Körpergegend von den männlichen zu unterscheiden, während die schon angelegten Bauchflossen noch gar keinen Geschlechtsunterschied erkennen lassen. Bei jenen nemlich findet man, wenn die Embryonen die Länge von 2,7$^{\text{ctm.}}$ überschritten haben, ausnahmslos zwei durchgehende Canäle im vorderen Theil der Urnierenfalte, deren ventraler der in Bildung begriffene Eileiter, deren dorsaler der *Leydig*'sche Gang ist (s. Taf. XII Fig. 27, 28, 29; Fig 23—25 und Taf. XVI Schema A 4, 5, 8, 9, 12). Gegen den Kopf zu verschwindet der letztere bei einem Embryo von 3,15$^{\text{ctm.}}$ Länge auf 0,18$^{\text{mm.}}$ vom Tubentrichter; dieser aber geht continuirlich in den ventral gelegenen Eileiter über (Taf. XVI Schema A. 4.) Vorn sind beide Canäle schon durch eine dünne Lage zelligen Stromas der Urniere von einander getrennt; je weite

aber die Schnitte nach hinten zu geführt werden, um so mehr nähern sie sich, bis schliesslich beide Gänge bei dem Embryo von 3,15$^{ctm.}$ Länge in 2,4$^{mm.}$ Entfernung vom Tubentrichter miteinander verschmelzen (Taf. XVI Schema A 4). Diese Verschmelzung findet so statt, dass sich erst die dorsale Fläche des Eileiters an die ventrale des *Leydig*'schen Ganges anlegt, und dieser letztere sich ein wenig abplattet. Etwa 3—4 aufeinander folgende Schnitte bieten das Bild dar, wie ich es von einem etwas älteren weiblichen Embryo von 4,3$^{ctm.}$ Länge (Taf. XII Fig. 23—25) abgebildet habe; dann wird plötzlich die doppelte Zellwand in der Mitte durchbrochen, die Höhlungen beider Canäle treten nun miteinander in Verbindung, aber dennoch bleibt eine Zeitlang die oben vorhandene Trennung beider Canäle durch eine seitlich in das Lumen des nun einfachen Canales vorspringende Doppelfalte angedeutet (Taf. XII Fig. 15, 21). Bei dem Embryo, nach welchem das Schema Taf. XVI A. 4 construirt wurde, verschwand diese innere Doppelfalte erst in 3,2$^{mm.}$ Entfernung vom Tubentrichter. Von hier an blieb der an der Ventralseite eine verdickte Wandung zeigende (Taf. XII Fig. 14) Canal bis zur Cloake hin einfach, und die diesem Stück entsprechenden Segmentaldrüsen senkten ihre Ausführgänge in ziemlich gleichen Abständen direct in den (im Schema Taf. XVI Schema A. 4 schwarz gemalten) einfachen und desshalb von hier an als primären Urnierengang zu bezeichnenden Gang ein. Bei einem zweiten Embryo von 3,35$^{ctm.}$ Körperlänge lag die Verschmelzungsstelle (Taf. XII Fig. 21) der beiden Canäle schon 3,1$^{mm.}$ hinter dem Tubentrichter, die inneren Falten hörten erst 4,1$^{mm.}$ hinter diesem auf. Obgleich also der ganze Embryo nur um 2$^{mm.}$ länger war, als der erste, so hatte doch schon die Vereinigungsstelle von Eileiter und *Leydig*'schen Gang sich fast um 1$^{mm.}$ weiter nach hinten gezogen, als in dem vorhergehenden Stadium. Es liesse sich hieraus schon schliessen, dass durch die beiden einander im Lumen des primären Urnierenganges entgegenstehenden Falten, welche gleichfalls bei dem längeren Embryo weiter nach hinten greifen, als bei dem kürzeren, eine von vorn nach hinten allmälig fortschreitende Theilung des Lumens des primären Urnierenganges in einen ventralen Canal (den Eileiter) und einen dorsalen (den *Leydig*'schen Gang) erfolgen müsste.

Ausser allem Zweifel festgestellt wird dies Resultat durch die auf Tafel XVI dargestellten Schemata A. 5. 8. 9. 12. 13. von 5 weiblichen Embryonen, von denen allen mir ganz lückenlose Querschnittreihen vorliegen; bei allen wurde die directe Verbindung des (blauen) Eileiters mit dem (schwarzen) noch nicht gesonderten primären Urnierengang mit grösster Sicherheit nachgewiesen und es wiederholten sich dabei genau dieselben

Bilder in der Nähe der Verschmelzungsstelle beider Canäle, wie ich solche von einem früheren Stadium der Trennung des Urnierenganges in Eileiter und *Leydig*'schen Gang abgebildet habe. Nur ein, allerdings sehr wesentlicher und allgemein bedeutungsvoller Unterschied besteht dabei. Man ersieht aus den Bildern auf den ersten Blick, dass die Trennung beider Canäle mit zunehmender Grösse immer weiter nach hinten hin fortschreitet, bis sie endlich bei einem Embryo von 5,7$^{ctm.}$ Länge nahezu vollständig geworden ist. Während nun bei den kleinsten Embryonen die innere Doppelfalte thatsächlich den primären Urnierengang halbirt, oder doch immer dem ventralen Eileiter einen grosen Theil seines ursprünglichen Lumens mitgiebt, wird dieser vom primären Urnierengang abgeschnürte Hohlraum immer enger und enger, je grösser der Embryo wird und je näher die Trennungsstelle beider Canäle dem After zu liegen kommt. Dies geht schliesslich so weit, dass überhaupt vom primären Urnierengang kein Theil der Höhlung in die des sich bildenden Eileiters umgebildet wird; es rücken die inneren Falten ganz an die ventrale Seite des Urnierenganges, d. h. es verdickt sich dessen Bauchseite und es wächst nun der Eileiter zunächst als solider Zellstrang ventral auf dem Urnierengang weiter. Bei Embryonen von 6,5$^{ctm.}$ Länge endlich hat sich der Eileiter bereits gänzlich vom Uniereugang gesondert, aber sein unterstes Ende ist noch immer nicht hohl und die ihn von der Cloake abschliessende zellige und bindegewebige Haut bleibt als primäres Hymen noch lange Zeit bis kurz vor der Geschlechtsreife bestehen (vergl. den ersten Abschnitt pag. 139).

Es geht diess aus den Schnitten hervor, welche ich den zu den Schematis gehörenden Schnittreihen entnommen und in Taf. XII abgebildet habe. In Tafel XII Fig. 15 ist die Falte, welche die beginnende Trennung der beiden Canäle einleitet, sehr deutlich, weil hier dem ventralen Eileiter ein recht bedeutender Theil von der Höhlung des primären Urnierenganges mitgegeben wird; gleichzeitig ist aber auch hier schon die ventrale Wandung des letzteren verdickt und unregelmässig zweischichtig geworden. Bei dem Embryo von 4,3$^{ctm.}$ Körperlänge (Schema A. 9) ist die Höhlung des sich abschnürenden Eileiters (an der Trennungsstelle vom *Leydig*'schen Gang) schon sehr klein geworden (Taf. XII Fig. 26) und von einer so weit herabziehenden und stark in die Höhlung des noch ungetheilten Urnierenganges vorspringenden Doppelfalte, wie in den früheren Stadien, ist hier nicht mehr die Rede. Dagegen ist die Verdickung der ventralen Wand des Ganges durch Zellwucherung viel bedeutender geworden. Im letzten Stadium endlich (Taf. XVI Schema A 13.) hängt der Eileiter als solider Zellfaden am letzten noch ungetheilten Ende des primären Urnierenganges an; kein Theil der

Höhlung des letzteren geht hier in die des Eileiters über. Das unterste Ende desselben entsteht somit durch Abschnürung eines soliden Zellfadens von der ventralen Wand des Urnierenganges, das oberste dagegen, welches den Tubentrichter trägt, direct aus dem gar nicht veränderten Urnierengang; beide Extreme sind durch die oben geschilderten Uebergänge mit einander verbunden. Es wäre von Interesse gewesen den allerfrühesten Anfang der Trennung des Urnierengangs in *Leydig*'schen Canal und Eileiter zu beobachten; leider gelang mir bei Weibchen dies nicht. Es lässt sich indessen wohl mit Sicherheit annehmen, dass die Stelle, wo die Trennung durch innere Faltenbildung eingeleitet wird, bei Weibchen und Männchen die gleiche sein wird, so dass einfach die vom letzteren bald zu schildernden Verhältnisse auf das Weibchen zu übertragen wären.

Bei *Mustelus vulgaris* findet genau der gleiche Vorgang statt; nur in Bezug auf die Zeitdauer und den Beginn der Trennung der beiden Canäle besteht ein erheblicher Unterschied, der weiter unten genauer besprochen werden wird. Während nemlich bei Acanthias der Eileiter sich früher vom primären Urnierengang sondert, als der Harnleiter (in den schematischen Bildern gelb bezeichnet), tritt dieser bei Mustelus viel früher auf, sodass die zahlreichen für diese Gattung characteristischen Harnleiter (s. 1. Abschnitt pag. 85) schon deutlich erkennbar sind, während vorn der Urnierengang noch keine Spur der später auftretenden Trennung erkennen lässt (Schema B. 1). Diese beginnt erst, wenn der Embryo die ungefähre Länge von 3,0—3,2$^{ctm.}$ hat (Taf. XVI Schema B. 3). Bei dem Exemplar, welches dem Schema zu Grunde liegt, war der vom Tubentrichter ausgehende Canal ganz continuirlich in den (schwarzen) primären Urnierengang zu verfolgen; auf etwa 1,0$^{mm.}$ Entfernung vom Tubentrichter trat ein kurzer, durch 4—5 Schnitte durchgehender, (rother) Canal neben dem (blauen) Eileiter auf; dies war der eben beginnende *Leydig*'sche Gang. An ihn setzten sich direct etwa 2 Harncanälchen (roth im Schema); er selbst aber verband sich dann sehr rasch mit dem Eileiter, so dass schon in 1,4$^{mm.}$ Entfernung vom Tubentrichter der primäre Urnierengang ungetheilt war. Aber die Richtung der fortschreitenden Theilung desselben (von vorn nach hinten) war durch eine bis auf 2,0$^{mm.}$ Entfernung vom Tubentrichter erkennbare einfache innere Falte (Taf. XII Fig. 30) angedeutet. Bei dem Embryo von 3,9$^{ctm.}$ Länge (Taf. XVI Schema B. 4) lag die Stelle, wo sich der Eileiter und *Leydig*'sche Gang mit einander verbanden, 2,8$^{mm.}$ weit, bei dem Embryo von 4,4$^{ctm.}$ Länge (Taf. XVI Schema B. 6) selbst nur noch 2,0$^{mm.}$ weit vom After entfernt; im ersten Falle erstreckte sich die innere, die Trennung einleitende Falte nur

noch $0{,}5^{mm.}$, im zweiten sogar nur in einigen Schnitten also höchstens $0{,}2^{mm.}$ weiter nach hinten. Gleichzeitig auch war das Lumen des hintersten, in Abschnürung begriffenen Endes des Eileiters (relativ) bedeutend enger geworden; bei dem Embryo von $3{,}1^{ctm.}$ Länge waren die Höhlungen des *Leydig*'schen Ganges und des Eileiters an ihrer Verschmelzungsstelle ziemlich gleich weit, bei dem von $4{,}4^{ctm.}$ Länge aber das des ersteren Canals etwa doppelt oder dreifach so gross, als das des zweiten. Ganz verschwunden endlich war das Lumen des Eileiters bei dem Embryo von $4{,}7^{ctm.}$ Länge (Schema B. 7) an der Stelle, wo die Zellen seiner Wandung sich mit denen des *Leydig*'schen Ganges vereinigten und dem entsprechend fehlte auch in dem unteren noch ungetheilten Stücke des primären Urnierenganges die innere Falte gänzlich, welche weiter oben die Trennung des letzteren in Eileiter und *Leydig*'schen Gang einzuleiten hatte.

Es ist also hiernach der Vorgang bei der Trennung des primären Urnierenganges in Eileiter und *Leydig*'schen Gang genau derselbe bei Mustelus, wie bei Acanthias. Vorne schnürt sich der Tubentrichter mit dem vordersten kurzen Stücke des primären Urnierenganges vollständig ab; eine Strecke weit theilt sich dann dieser durch eine, in seinem Lumen entstehende Falte in das mittlere Stück des Eileiters und *Leydig*'schen Ganges; ganz unten geht die Höhlung des primären Urnierenganges vollständig in die des *Leydig*'schen Canals über, während sich das Lumen des Eileiters erst spät durch Aushöhlung eines Zellenstranges bildet, welcher durch Verdickung der ventralen Wand des primären Urnierenganges entstanden ist und sich allmälig gänzlich von diesem letzteren gesondert hat.

Die Stelle am Vorderende der Leibeshöhle, wo die innere Faltenbildung im primären Urnierengang zuerst beginnt, scheint jedoch nicht überall die gleiche, morphologisch identische, zu sein. Es hängt dies indessen wahrscheinlich nur davon ab, dass in dem indifferenten Stadium nicht alle Segmentalorgane mit dem Urnierengang zu verschmelzen scheinen: ein Punct, auf den ich weiter oben schon aufmerksam gemacht habe. Bei Acanthias finde ich von solchen rudimentär bleibenden Segmentalgängen 2 oder 3, bei Mustelus dagegen mindestens 3 oder 4. Nun scheint es immer der erste, wirklich mit dem Urnierengang (durch das *Leydig*'sche Knäuel) in Verbindung tretende Segmentalgang oder der erste functionirende Harncanal zu sein, von welchem aus bei beiden Gattungen die innere Faltenbildung im Lumen des primären Urnierenganges beginnt. Dem entsprechend liegen (im Schema B. 3) bei dem Mustelus-Embryo von $3{,}1^{ctm.}$ Länge mindestens 3—4 (grüne) isolirte Segmentalgänge dicht hinter dem Tubentrichter, ehe der mit einem (durch die rothe Schlinge

angedeuteten) *Leydig*'schen Knäuel in Verbindung stehende rothe *Leydig*'sche Gang beginnt.

Mit dem hier von den beiden extremen Gattungen Acanthias und Mustelus geschilderten Verhalten stimmen einige an *Scyllium canicula* und *catulus* gemachte Beobachtungen vollständig überein. Allerdings lagen mir von der ersten Art nur 4 Embryonen, von der zweiten nur ein (durch meinen Bruder *August Semper* aus Neapel erhaltener) Embryo vor. Aber diese ergänzen sich so ziemlich und die Uebereinstimmung zwischen ihnen und Mustelus ist so schlagend, dass es überflüssig erscheinen dürfte, zusammenhängende Entwicklungsreihen von Embryonen dieser Gattung mit Rücksicht auf den hier behandelten Punct herzustellen. Die drei jüngsten Embryonen waren nahezu gleich lang, $2{,}2^{ctm.}$—$2{,}4^{ctm.}$; trotzdem waren sie recht ungleich weit entwickelt und auffallend genug war der eine längere noch geschlechtlich indifferent, wärend der kürzere, $2{,}2^{ctm.}$ lange sich deutlich als ein Männchen, der zweite von $2{,}4^{ctm.}$ Länge aber als Weibchen zu erkennen gab. Bei diesem letzteren (Taf. XVI Schema C. 3) gingen die Eileiter und die *Leydig*'schen Gänge in etwa $4^{mm.}$ Entfernung vom After in einander über; ehe ihre Höhlungen miteinander verschmolzen, liefen ihre zelligen Wandungen eine ziemliche Strecke weit hart nebeneinander hin und weiter nach unten hin war ganz wie bei Acanthias und Mustelus die Trennungslinie der beiden Canäle durch eine noch ziemlich weit nach hinten im Lumen des Urnierenganges sichtbare Falte angedeutet. Bei dem $4^{ctm.}$ langen weiblichen Embryo von Scyllium catulus (Taf. XVI Schema D. und Taf. XIII Fig. 3—6) lag die Vereinigungsstelle beider Canäle auf $3^{mm.}$ Entfernung vom After (bei einer Länge der Leibeshöhle von $9^{mm.}$). Es wurden 4 Schnitte von dieser Stelle abgebildet. In Fig. 3 war der Schnitt eben vor dem Vereinigungspunct geführt, Eileiter und *Leydig*'scher Gang berührten sich; in dem zweiten darauf folgenden Schnitt (Fig. 4) standen beide schon durch einen feinen Spalt miteinander in Verbindung; noch 6 Schnitte weiter war der Canal einfach (Fig. 5, 6), aber von beiden Seiten her durch eine dicke Falte eingeschnürt, sodass hier der zum *Leydig*'schen Canal werdende Abschnitt als schmaler quergestellter Spalt auftrat, der Eileiter mehr oval aussah. Weitere 6 Schnitte nach hinten hat sich die Vereinigung fast vollständig vollzogen; doch lässt sich an der Form der Lumenquerschnitte immer noch deutlich die beginnende Trennung in die 2 Canäle erkennen. Eine scharf abgesetzte Doppelfalte existirt hier also bis auf ungefähr $0{,}5^{mm.}$ Entfernung hinter der Verschmelzungsstelle beider Canäle. Dagegen geht die schon bei Acanthias angegebene Verdickung der ventralen Wand des Urnierenganges noch weiter gegen den After hin.

Bei beiden Arten waren die (im Schema gelben) Harnleiter schon vom Urnierengang gesondert, wie bei Mustelus, wie aus den schematischen Bildern ersichtlich ist. Bei der Besprechung der Bildung der Harnleiter komme ich hierauf zurück. In Bezug aber auf die Entstehung der Eileiter und *Leydig*'schen Gänge aus dem primären Urnierengang stimmen, wie man sieht, alle drei Gattungen vollständig miteinander überein.

B. Entstehung des Eileiters und Leydig'schen Ganges bei Männchen. Die Umbildung des primären Urnierenganges der *Männchen* weicht in vielen Beziehungen von dem hier geschilderten Verhalten beim Weibchen ab und die Unterschiede der einzelnen Arten scheinen in dieser Beziehung auch viel grösser zu sein, als bei den Weibchen. Dennoch ist die principielle Uebereinstimmung bei beiden Geschlechtern unverkennbar: bei beiden geht der primäre Urnierengang nicht direct und in seiner ganzen Länge in den Eileiter oder in den *Leydig*'schen Gang über, sondern er gliedert beide aus sich heraus, so dass auch beim Männchen Theile entstehen können, welche dem Eileiter des Weibchens homolog sind, aber allerdings durchaus nicht überall und in der gleichen Weise auftreten müssen. Es kommt eben bei den von mir untersuchten Formen nie zur vollen Ausbildung eines männlichen Eileiters; während allerdings der von *Hyrtl* entdeckte Canal unter dem Samenleiter bei Chimaera darauf hinzudeuten scheint, dass hier bei dieser einen Gattung auch im männlichen Embryo eine ähnliche Spaltung des primären Urnierenganges erfolgt, wie ich sie eben bei den weiblichen Haien nachgewiesen habe.

Ich schildere zunächst wieder die Verhältnisse bei den männlichen Embryonen von *Acanthias vulgaris.*

Ein Embryo von 2,7$^{\text{ctm.}}$ Länge (Schema A. 3.) könnte ebensogut ein Männchen, wie ein Weibchen sein. Das den Tubentrichter tragende vorderste Stück des primären Urnierenganges hat bereits begonnen, sich von dem *Leydig*'schen Gang zu sondern; aber die Falte, welche vom ersten segmentalen Harngang aus schon angefangen hat, das Lumen des primären Urnierenganges zu theilen, liegt so, dass der zum Eileiter werdende ventrale Abschnitt viel kleiner ist, als der dorsale, welcher zum *Leydig*'schen Gang wird (Taf. XII Fig. 13). Diese Falte war so kurz, dass sie allerhöchstens zwei Segmenten oder Segmentaldrüsen entsprach. Da nun in der Regel die Eileiter bei den unzweifelhaften Weibchen mindestens ebenso weit, als die *Leydig*'schen Gänge an der Vereinigungsstelle sind, so lässt sich, wenngleich nicht mit Sicherheit, annehmen, dass dies Exemplar ein Männchen werden sollte. Auf alle Fälle aber kann das Schema

A. 3 und die (Taf. XII Fig. 13 abgebildete) Vereinigungsstelle als typisch für die beginnende Trennung des primären Urnierenganges in (männlichen oder weiblichen) Eileiter und *Leydig*'schen Gang angesehen werden.

Haben aber die Embryonen die Länge von $3^{ctm.}$ überschritten, so ist auch der Gegensatz zwischen weiblichem und männlichem Geschlecht durch das Verhalten des Eileiters etc. so vollständig scharf bezeichnet, dass es von nun an ganz unmöglich ist, in dieser Beziehung eine Verwechselung zu machen. Während nemlich — wie sich eigentlich von selbst versteht — beim Weibchen der Eileiter von vorn bis hinten d. h. bis zu seiner Verbindungsstelle mit dem *Leydig*'schen Gang continuirlich durchläuft, man also auch auf Durchschnitten, welche vor dieser Stelle geführt werden, ausnahmslos links wie rechts einen doppelten durchgehenden Canal sieht (Taf. XII Fig. 33, 34, 23—25 und Schema A. 5. 8. 9. 12. 13), findet man bei Männchen ausser dem *Leydig*'schen Gang nie eine durchgehende Tube, sondern immer nur Rudimente derselben. Und es sind diese auf beiden Seiten nie ganz gleich ausgebildet, sodass man in demselben Schnitt auf der einen Seite zwei vollständig gesonderte Canäle, auf der andern nur einen antrifft (Taf. XII Fig. 22) oder einerseits einen Canal, andrerseits den Uebergang von zweien in einander oder auch gleich danach beiderseits nur einen. Es schien mir überflüssig, für die in den schematischen Bildern (A. 5. 6. 7. 10. 11.) dargestellte Umbildungsweise des primären Urnierenganges bei Männchen zahlreiche Schnitte als Belegstücke abzubilden; einige wenige von besonders characteristischen Stellen mögen, im Verein mit der Versicherung, dass die Schemata genau nach den vorliegenden Durchschnittsreihen construirt, aber nicht nach moderner Methode phantastisch erdacht wurden, zu dem Beweis der Angabe genügen: dass es beim Männchen nie zur vollen Ausbildung eines männlichen Eileiters kommt. In dem, dem Schema A 5 zu Grunde liegenden Embryo von $3{,}2^{ctm.}$ Länge war beispielsweise links nirgends eine Spur der (männlichen) Tube neben dem *Leydig*'schen Gang sichtbar, sie fing erst in ungefähr gleicher Höhe mit dem vordersten Segmentalgang an. Rechts aber begann die Tube als hohler Zellstrang neben dem *Leydig*'schen Canal etwa $3{,}6^{mm.}$ hinter dem Tubentrichter, wurde etwas weiter nach vorn ganz solide ohne jegliche Spur eines Lumens und ging erst weit vor der Niere wieder in einen Canal über. Bei einem andren Individuum von $3{,}2^{ctm.}$ Länge war das Verhältniss ganz ähnlich; bei einem dritten von $3{,}5^{ctm.}$ gleichfalls. Die andern 4 abgebildeten Schemata zeigen, dass mitunter selbst an 3—4 verschiedenen Stellen Spuren eines solchen sich bilden wollenden Eileiters auftreten können (Schema A. 6. 7. 10. 11.);

auf den Durchschnitten erscheinen sie dann bald als gänzlich isolirte Canäle (Taf. XII Fig. 22 tu.), bald als gesonderte solide Zellstränge oder auch selbst nur als schwache Verdickungen der ventralen Wand des primären Urnierenganges. Zweierlei Puncte sind hierbei besonders hervorzuheben. Es treten nemlich erstlich solche Rudimente niemals in dem hinteren Drittheil der Leibeshöhle und vor Allem nicht an der Verbindungsstelle des Urnierenganges mit dem Enddarm auf, sondern sie beschränken sich fast ausnahmslos auf die vordere Leibeshöhlenhälfte. Zweitens können diese Rudimente blos solide Verdickungen in der ventralen Wandung des Urnierenganges oder auch hohl sein, und dann vereinigt sich ihr Lumen meistens, aber nicht immer, mit dem des primären Urnierenganges in derselben Weise, wie das regelmässig bei den Weibchen geschieht. In Taf. XII Fig. 22 ist ein Schnitt abgebildet zum Beweis dieser Angabe; es sind die untere (Fig. 22 b) und obere (Fig. 22 a) Fläche desselben isolirt dargestellt, um zu zeigen, dass innerhalb der Dicke der Schnittes von etwa 0,05$^{mm.}$ die Vereinigung zwischen dem *Leydig*'schen Gang und der Höhlung des rudimentären nicht durchgehenden männlichen Eileiters erfolgt. Ebenso oft sind aber auch diese hohlen Rudimente von männlichen Tuben ohne Zusammenhang mit dem *Leydig*'schen Gang; in Taf. XII Fig. 35 habe ich einen zum Schema A 11 gehörigen Schnitt abgebildet, in welchem die beiden benachbarten Schnitte keine Spur der in Fig. 35 deutlich vorhandenen Tube (Fig. 35 tu'.) aufwiesen; diese letztere war somit eine ganz kurze ziemlich weite Blase (s. Schema A. 11). Dicht dahinter befand sich ein längeres Rudiment der männlichen Tube, auf der entgegengesetzten Seite ein noch längeres.

Die Zahl der abgebildeten Schemata ist zwar nicht sehr gross und man würde vielleicht geneigt sein, hieraus ein Argument gegen die eben gegebene Darstellung zu entnehmen. Ich glaube dies leicht im Voraus entkräften zu können. Einmal würde hierzu vielleicht schon die Angabe genügen, dass ich statt der abgebildeten 12 Acanthias-Embryonen von 3—4$^{ctm.}$ Länge factisch reichlich 30 geschnitten und genau untersucht, nie aber eine nicht in den Bildern oder im Text erwähnte Abweichung gefunden habe. Zweitens stimmt aber auch das Verhältniss der, in der oben bezeichneten Weise scharf gekennzeichneten Weibchen zu den Männchen vollständig zu dem, welches ich durch Zählung einer grossen Zahl von erwachsenen Haiembryonen (etwa 80—90) gewonnen hatte, an denen die deutlich erkennbaren Klammerorgane der Bauchflossen der Männchen ohne Weiteres sichersten Aufschluss über das Geschlecht gaben. Bei diesen war das Verhältniss der Männchen zu Weibchen, wie 3 : 2. Unter 30 Embryonen von 3—5,2$^{ctm.}$ Länge, bei denen durch die Bauchflossen noch keine sichere

Entscheidung über das Geschlecht zu gewinnen war, ergaben sich durch das Verhältniss zwischen Urnierengang und *Leydig*'schem Canal 17 als Männchen, 13 als Weibchen. Man sieht, dass dies mit dem oben an geschlechtlich äusserlich bezeichneten Embryonen gewonnenen Resultate völlig übereinstimmt; auch scheint mir die Zahl der überhaupt in Schnittreihen zerlegten Embryonen (30) hinreichend gross zu sein, um bei der völligen Uebereinstimmung in Bezug auf die relativen Mengen der untersuchten Geschlechtsformen Sicherheit der gewonnenen Resultate zu gewähren

Diese aber lassen sich für die männlichen Acanthias in folgender Weise zusammenfassen. Vorn geht der primäre Urnierengang vollständig in die männliche Tube mit dem ihr ansitzenden Tubentrichter über. In der Mitte bilden sich Rudimente eines männlichen Eileiters in ganz regelloser Weise, bald hier, bald da, durch Verdickung der ventralen Wandung des primären Urnierenganges oder auch durch Spaltung seines Lumens. Hinten endlich findet während des embryonalen Lebens niemals eine solche Theilung des Urnierenganges statt und es kann somit der von mir im ersten Abschnitt als Uterus masculinus bezeichnete kurze Sack auch nur dann diesen Namen mit Recht verdienen, wenn er sich, sei es auch noch so spät, in gleicher Weise aus dem untersten Abschnitte des *Leydig*'schen Ganges herausbildet, wie es das unterste Ende des Eileiters beim Weibchen that.

Es lässt sich der hier geschilderte Umbildungsvorgang auch in anderer, für die später nöthig werdende Vergleichung besser verwerthbaren Weise beschreiben. Im Gegensatze zum Weibchen bildet sich bei den männlichen Acanthias niemals ein wirklicher d. h. von vorn bis hinten zusammenhängender Eileiter (*Müller*'scher Gang) aus; es kommt gewissermassen nur zu Versuchen, die aber nie zu einem Resultate führen. Streng genommen kann man also auch den *Leydig*'schen Gang der männlichen Acanthias nicht mit dem der Weibchen homologisiren; denn bei diesen hat sich der Urnierengang seiner ganzen Länge nach getheilt, bei jenen aber nicht, es geht vielmehr der männliche *Leydig*'sche Gang an einzelnen Stellen durch Theilung aus dem primären Urnierengang, an anderen wieder direct aus diesem durch Umwandlung hervor. In den schematischen Bildern ist dieses Verhältniss dadurch bezeichnet, dass an allen Stellen, wo der Urnierengang sich factisch getheilt hat (ob durch Theilung des Lumens oder durch Verdickung seiner ventralen Wand ist dabei gleichgültig), die entstandenen Theilstücke blau und roth angemalt wurden; während im übrigen Verlauf der *Leydig*'sche Gang, wo dieser durch directe Umwandlung des primären Urnierenganges entstanden ist, schwarz (als Urnierengang) bezeichnet wurde. Man könnte noch einwenden, es seien

diese vereinzelten Rudimente einer Tube bei Männchen doch nur Bruchstücke einer solchen, welche ursprünglich vollständig ausgebildet, sich in unregelmässiger Weise in einzelne Fetzen auflöse, um schliesslich ganz zu Grunde zu gehen (mit Ausnahme der vordersten Stücke). Eine solche nur zum Zwecke billiger Opposition gemachte Annahme ist indessen schon aus den mitgetheilten Beobachtungen leicht zu widerlegen. Erst bei 2,7 — 3,0 ctm. Gesammtlänge des Embryos beginnt überhaupt die Theilung des primären Urnierenganges in beiden Geschlechtern. Aber beim Männchen treten schon, wie das Schema A. 5 beweist, gleich im Anfang Unregelmässigkeiten dabei auf, während bei gleich langen Weibchen (Schema A. 4) die Verbindungsstelle des *Leydig*'schen Ganges und Eileiters noch in der vorderen Hälfte der Leibeshöhle liegt. Bis beim Weibchen beide Gänge sich völlig von einander gesondert haben, ist die Gesammtlänge des Embryo's von 2,7 ctm. auf etwa 6,0 ctm. gewachsen; beim Männchen aber müsste derselbe Prozess nur so lange gedauert haben, als das Wachsthum von 2,7 bis zu höchstens 3,1 ctm. gedauert hätte, denn schon bei 3,5 ctm. Länge (Schema A. 5.) fehlt auf der einen Seite die Tube gänzlich, auf der andern ist sie, wie angegeben, ganz unregelmässig ausgebildet. Dies genügt selbstverständlich, um jede Opposition gegen die hier versuchte Deutung der mitgetheilten Beobachtungen verstummen zu machen.

Etwas abweichend, aber nicht widersprechend sind die bei *Mustelus* beobachteten Entwickelungsvorgänge. Untersucht wurden von äusserlich in den Bauchflossen noch nicht als weiblich oder männlich bezeichneten Embryonen im Ganzen 18, darunter waren 8 weibliche und 10 männliche. Hier waren die Embryonen noch leichter als bei Acanthias durch einige Schnitte in der Mitte der Leibeshöhle dem Geschlecht nach zu erkennen; denn nie bildet sich hier bei Männchen nur die mindeste Spur einer männlichen Tube aus (s. Schema B. 5. 8.), während bei Weibchen beide Canäle natürlich immer nur auf der ganzen Länge ihrer schon eingetretenen Trennung zu erkennen sind. Ich habe es für überflüssig gehalten, zum Beweis dieser Behauptung ausser den schematischen Bildern noch Durchschnittsbilder zu geben, da sie ganz denen von Acanthias ähneln würden (abgesehen natürlich von Specialitäten). Uebereinstimmend mit Acanthias ist dagegen die Abtrennung des vordersten Stückes des primären Urnierenganges vom hinteren. Jenes bleibt auch hier mit dem Tubentrichter als rudimentäre männliche Tube zeitlebens bestehen, und es trennt sich nicht vor dem ersten Segmentalgang vom Urnierengang, sondern da, wo der erste vollständig ausgebildete Segmentalgang sich mit dem Urnierengang verbindet. Während bei Acanthias aber höchstens 2—3 solcher rudimentären Segmentalgänge vor dieser Trennungsstelle liegen, finden sich deren bei

Mustelus mindestens 4 und wahrscheinlich noch mehr. Eine schwache Andeutung der Möglichkeit einer Abtrennung einer männlichen Tube im ganzen Bereich des Urnierenganges findet sich indessen doch auch bei Mustelus. Es war oben gezeigt, dass sich bei weiblichen Acanthias der unterste Abschnitt des Eileiters regelmässig nur durch eine Verdickung der ventralen Wandung des primären Urnierenganges bildet, und dass eine ähnliche Verdickung auch bei männlichen Embryonen vorkommt. Die gleiche Vermehrung der Zellen an der Ventralseite des Urnierenganges kommt nun auch hier bei Mustelusmännchen vor, und sie ist namentlich am unteren Ende ganz besonders stark. Die Möglichkeit einer doch etwa eintretenden Umbildung dieser Verdickung in ein Rudiment des männlichen Eileiters ist somit auch hier nicht ausgeschlossen; obgleich, wie gesagt, in den von mir untersuchten Embryonen keine Spur eines solchen — abgesehen von der normalen ventralen Verdickung des Urnierenganges — zu finden war. Ich brauche hierbei wohl kaum zu widerholen, dass auch hier die Schemata genau nach vollständig vorliegenden Schnittreihen construirt wurden.

Unter den 4 untersuchten *Scyllium*-Embryonen war nur ein Männchen von 2,2$^{\text{ctm.}}$ Körperlänge. Bei diesem war (Schema C. 2. und Taf. XII Fig. 16—20) die männliche Tube schon deutlich von dem *Leydig*'schen Gange gesondert. In Taf. XII Fig. 16 war die Niere noch nicht getroffen; die Tube, welche in den vorhergehenden Schnitten direct in den Tubentrichter zu verfolgen war, hatte hier ein deutliches Lumen. In Fig. 17 tritt der *Leydig*'sche Gang (lg) auf, mit ihm zugleich ein *Leydig*'scher Knäuel und ein Segmentalgang; die Tube hat nur noch ein sehr kleines Lumen. In Fig. 18 und 19 wird der *Leydig*'sche Gang (lg) immer weiter, die dem Keimepithel zunächst liegende Tube klein und schliesslich verschwindet sie ganz. In Fig. 20 endlich ist keine Spur der Tube mehr zu sehen, der *Leydig*'sche Gang steht deutlich mit einem Harncanal in Verbindung. Im weiteren Verlaufe der Schnittreihe bis zum After hin tritt nirgends mehr eine Spur eines rudimentären Eileiters (*Müller*'schen Ganges) auf, wie das genau nach der Schnittreihe construirte Schema beweist.

Bei einem 5,4$^{\text{ctm.}}$ langen männlichen Embryo von *Scymnus lichia* endlich habe ich wieder in einem einzigen Schnitte eine Spur des männlichen Eileiters gefunden; das vorderste Ende desselben, welches wie bei allen Haien den Tubentrichter trug, begann erst ziemlich weit vor dem vorderen Ende der *Leydig*'schen Drüse. Dieser Hai scheint sich also wieder näher an Acanthias anzuschliessen; wie er überhaupt durch die

zeitlebens vorhandenen offenen Segmentaltrichter sich näher an den Dornhai anschliesst, als an Mustelus.

Die hier geschilderte Entstehungsweise des Eileiters und *Leydig*'schen Ganges — welcher in gewissem Sinne wohl dem *Wolf*'schen Gange der Amnioten gleichzustellen ist — steht im schroffsten Widerspruch zu der von *Balfour* in der schon oft citirten Arbeit gegebenen Darstellung. Nach ihm soll der primäre Urnierengang niemals Ausführgang der durch die Segmentalorgane gebildeten Urniere sein, sondern direct in den Eileiter übergehen; ja *Balfour* nennt ihn immerfort den „Oviduct", statt Urnierengang. Nun geht aber aus seiner Schilderung hervor, dass er die weitere Umbildung dieses Urnierenganges gar nicht verfolgt hat; denn die meisten seiner Angaben beziehen sich auf Embryonen aus dem indifferenten Stadium, in welchem noch keine Andeutung der beginnenden Trennung desselben zu erkennen ist. Die beiden einzigen Argumente, welche ihn bei dieser durchgängigen Bezeichnung des Urnierenganges als Eileiter leiteten, sind offenbar nur die Verbindung des ersteren mit dem Tubentrichter und die vermeintliche Entdeckung des *Wolf*'schen (d. h. hier des *Leydig*'schen) Ganges dorsal über jenem. Ich bekenne gern, dass auch mir ein mit einem Tubentrichter versehener Urnierengang ein anfänglich schwer verständliches Moment war; sodass ich ihn lange Zeit, wie aus meinen vorläufigen Mittheilungen im medicinischen Centralblatt ersichtlich ist, wie *Balfour* als Anlage des Eileiters ansah und annahm, der *Wolf*'sche Gang d. h. der *Leydig*'sche entstünde an seiner dorsalen Seite durch die allmälige Vereinigung der aus den einzelnen Segmentalorganen sich ursprünglich in jenen einsenkenden Harnleiter.

Ebensowenig lässt sich sagen, wie *Schultz* das für Rochen gethan hat, der Samenleiter gehe direct aus dem Urnierengang hervor; er entsteht eben durch Umwandlung desselben, welche, wie oben gezeigt wurde, so mannichfaltig sein kann, dass von einer directen Homologisirung des primären Urnierenganges mit dem einen oder dem anderen der ausführenden Geschlechtswege nicht die Rede sein kann. Es enthält der Urnierengang eben die Anlage für beide in sich; die Art und Weise seiner Umbildung ist bei den Geschlechtern, den Gattungen, ja selbst bei dem einzelnen Individuum recht sehr verschieden.

Auf die Frage, wie die hier sicherlich bestehende Verbindung des Tubentrichters mit dem Urnierengang — welche auch bei Amphibien und Knochenfischen vorhanden ist — zu erklären sei, kann ich erst in einem späteren Capitel eingehen. Hier handelt es sich nur um Berichtigung

meiner früheren verkehrten Auffassung und um Zurückweisung der falschen Angaben *Balfour*'s in Bezug auf Haie.

Was zunächst die von *Balfour* behauptete Entstehung des *Wolf*'schen Ganges aus einer dorsal über dem Urnierengang auftretenden, von diesem gesonderten Anlage eines ursprünglich soliden Zellstranges betrifft, so muss ich bekennen, dass ich kaum verstehe, wie ich seine Angaben zu deuten habe. Er sagt wörtlich (l. c. p. 35): „Auf der ganzen Länge des Oviducts entspringen in (regelmässigen) Abständen Einstülpungen des Pleuroperitonealepithels an der innern Seite des Oviducts. *Die oberen Enden dieser zahlreichen Einstülpungen vereinigen sich und bilden einen zuerst soliden Zellstrang,* welcher aber bald ein Lumen erhält und dadurch ein Canal wird, welcher — wie seine Entstehung beweist — an zahlreichen Stellen mit der Leibeshöhle communicirt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass jedem Körpersegment zwischen vorderem und hinterem Ende des Oviducts je eine Einstülpung entspricht. Dieser Canal ist der *Wolf*'sche Gang....." Es sollen also hiernach die blinden Enden der Segmentalgänge sich untereinander zu einem der Länge nach verlaufenden ursprünglich soliden Zellstrang vereinigen und durch Aushöhlung des letzteren einen Canal herstellen; dieser soll der *Wolf*'sche Gang sein.

Durch meine obige Darstellung aber, wie durch meinen ersten Aufsatz (diese Arbeiten Bd. II Heft 1) ist der Nachweis, wie mir scheint, vollgültig geliefert, dass sich die einzelnen Segmentalorgane seitlich mit dem primären Urnierengang verbinden; es ist zweitens gezeigt worden, dass niemals über diesem letzteren ein ganz durchgehender solider Zellstrang liegt, da eine wirklich lückenlose Querschnittsreihe in regelmässigen Abständen ganz vollständige Unterbrechungen zwischen den blinden Enden der einzelnen Segmentalorgane aufweist. Es ist endlich drittens bewiesen worden, dass beim Weibchen der primäre Urnierengang sich in 2 Canäle spaltet, von denen der ventrale erst zum eigentlichen Eileiter wird, der dorsale aber den dem *Wolf*'schen Gang entsprechenden *Leydig*'schen Canal darstellt. Diese Resultate wurden nicht gewonnen durch willkürliche Combination einzelner Stadien, sondern durch sorgfältigste Feststellung des allmäligen Umbildungsvorganges an 2 die Extreme der morphologischen Ausbildung in der Plagiostomenreihe aufweisenden Arten.

Es scheint mir daher auch fast überflüssig, zu untersuchen, auf welche Weise der Irrthum *Balfour*'s entstanden sein und was ihn namentlich zu der Annahme eines über dem Urnierengang liegenden durchgehenden soliden Zellstranges veranlasst haben mag. In Bezug auf den letzteren Punct kann ich indess eine Vermuthung nicht unterdrücken. Zwischen den Segmentalgängen, und ebenso regelmässig wie diese, liegen von Anfang

an kleine Zellgruppen (Taf. XIII Fig. 6x) oder Zellnester, welche sich natürlich segmentweise wiederholen, aber grade so wie die Segmentalorgane gänzlich von einander getrennt sind. Im Bereich der Niere entspricht je einem Segment auch immer ein solches Zellnest; weiter nach vorn finden sich ganz ähnliche, ja sie gehen noch über das Tubenende hinaus, an den Herzbeutel heran, hier aber greifen sie über mehrere Segmente ohne Unterbrechung weg. Diese soliden, aber ganz streng im Bereich der Niere segmentirten Zellgruppen sind nun nichts weiter als die ersten Anfänge der Nebennieren (vergl. Abschn. I pag. 86).

Auf Durchschnitten von ganz jungen Embryonen sehen sie nun gerade so aus, wie der Zellkörper in *Balfour*'s Abbildung (Tafel XV Fig. 12b wd.), welchen er für die Anlage des *Wolf*'schen Ganges erklärt. Sollte er vielleicht diese Nebennieren — deren bei ihm sonst keine Erwähnung geschicht — als Anlage des *Wolf*'schen Ganges angesehen haben? Dies sicherzustellen ist freilich nach seinen Angaben kaum möglich. Soviel aber bleibt fest stehen, dass er sich unbedingt in Bezug auf die Entstehung des *Wolf*'schen Ganges geirrt und zwar recht gründlich geirrt haben muss.

Ganz dasselbe aber habe auch ich gethan. Auch ich habe, wie *Balfour*, den *Leydig*'schen Gang anfänglich als eine vom primären Urnierengang gesonderte Bildung angesehen; gerade so, wie man jetzt allgemein bei den Amnioten *Müller*'schen und *Wolf*'schen Gang getrennt von einander entstehen lässt. Ob diese letztere Annahme richtig sei, kann hier nicht untersucht werden; dass aber der beim Männchen zum Samenleiter werdende *Leydig*'sche Gang bei Plagiostomen keine Neubildung ist, sondern direct, wie der Eileiter aus dem primären Urnierengang entsteht, ist durch die oben mitgetheilten Beobachtungen gegen jede Anfechtung sicher gestellt. Mitgetheilt habe ich dieses wichtige Resultat schon vor längerer Zeit im medicinischen Centralblatt, Jahrgang 1875 No. 29.

Ein zweiter hier kurz zu besprechender Punct ist eine Incongruenz zwischen erwachsenen männlichen Haien und deren Embryonen. Bei jenen konnte häufig, wie früher schon bekannt war, später aber wieder vergessen wurde, ein Sack oder Canal nachgewiesen werden, welcher wegen seiner Lagerung unter dem *Leydig*'schen Gang oder Samenleiter und wegen seiner Verbindung mit diesem in dem vergleichenden morphologischen Abschnitt als Uterus masculinus bezeichnet wurde. Derselbe ist bei allen dreien hier entwickelungsgeschichtlich untersuchten Gattungen (Acanthias, Mustelus, Scyllium) vorhanden, bei der ersten in Form eines kurzen Sackes, bei den beiden andern in Form eines langen Schlauches. Bei den

Embryonen aller 3 Gattungen aber findet sich keine Spur davon; er kann auch gar nicht vorhanden sein, da der männliche Eileiter bei Mustelus und Scyllium im Bereich der Niere überhaupt gar nicht, bei Acanthias aber nur bruchstückweise angelegt wird. Es kann also auch der Uterus masculinus der erwachsenen Haie nur eine wahrscheinlich erst sehr spät eintretende Neubildung sein. Leider habe ich wegen mangelnden Materials diesen Punct nicht aufklären können. Es sind dabei 2 Möglichkeiten in's Auge zu fassen. Entweder entsteht er, wenn auch spät, doch in derselben Weise wie der Eileiter bei den Weibchen aus der ventralen Wand des *Leydig*'schen Ganges, welcher im Grunde genommen nur das ungetheilte grösste Stück des Urnierenganges ist; die Möglichkeit solches Vorganges ist nicht zu bestreiten und die bei Mustelus vor Allem deutliche Verdickung an dieser Stelle könnte sogar als erster Anfang der später sich vollendenden Abtrennung angesehen werden. Oder es wären zweitens diese Canäle der erwachsenen Thiere Neubildungen durch Ausstülpung aus dem Urogenitalsinus her entstanden. Im ersteren Falle liesse sich trotz ihres späten Auftretens die Bezeichnung derselben als Uterus masculinus festhalten, im zweiten allerdings sicherlich nicht.

C. Entstehung der Harnleiter bei Weibchen und Männchen. Im ersten Abschnitt habe ich als Niere den hinteren Theil der Urniere bezeichnet, welcher zu der *Leydig*'schen Drüse dadurch in einen mitunter recht schroffen Gegensatz geräth, dass seine Ausführgänge sich nicht, wie die der *Leydig*'schen Drüse, in regelmässigen Abständen an den *Leydig*schen Gang ansetzen. Es bildet sich vielmehr entweder ein einfacher, oft recht langer Harnleiter aus, welcher neben dem *Leydig*'schen Gang verläuft, oder es entstehen (wie bei Mustelus, Scyllium etc.) bald mehr, bald weniger zahlreiche isolirte Harnleiter. In allen Fällen aber sind sie an ihrem untersten Ende mit dem *Leydig*'schen Gang vereinigt, so dass sie hierdurch schon als dem letzteren angehörig bezeichnet werden. Es lässt sich nun entwickelungsgeschichtlich der Nachweis, wenigstens für Acanthias, führen, dass der hier einfache Harnleiter gleichfalls nur durch eine, von vorn nach hinten fortschreitende Abspaltung vom primären Urnierengang entstanden ist. Bei Mustelus und Scyllium kann ich den Nachweis nicht geben, weil ihre Nieren-Anlage in einem sehr frühen Lebensalter eintritt, von welchem mir keine Embryonen vorlagen; aber auch hier sprechen Wahrscheinlichkeitsgründe für den gleichen Vorgang.

In den schematischen Bildern (Taf. XVI) ist diese Niere der Haie durch die gelbe Farbe bezeichnet. Man ersieht aus denselben auf den ersten Blick, dass ihre Ausbildung bei Acanthias einerseits und bei Mustelus und Scyllium andrerseits zu ganz verschiedener Zeit des

embryonalen Lebens erfolgt. Bei Acanthias tritt die erste Abspaltung der gelben Nierencanälchen ein (Schema A. 6), wenn bereits die Trennung des Eileiters vom Urnierengang sehr weit vorgeschritten ist und man ersieht aus Schema A. 7—13, dass beim Weibchen der Eileiter dem sich bildenden Harnleiter beständig voraus eilt. Bei Mustelus dagegen und Scyllium (Schema B1 und C1) ist die Sonderung schon vollständig erfolgt, ehe noch die mindeste Spur der beginnenden Spaltung des Urnierenganges zu sehen ist. Bei allen dreien aber (und überhaupt wohl bei allen Plagiostomen) bleiben die Harnleiter vor der Cloake in Verbindung mit dem *Leydig*'schen Gang, so dass die bei erwachsenen Thieren constatirte Verbindung zwischen beiden Theilen nicht als eine secundäre durch spätere Verwachsung entstandene, sondern als eine primäre anzusehen ist.

Der Vorgang der Trennung des einfachen Harnleiters des Acanthias vom primären Urnierengang (resp. *Leydig*'schen Gang) ist in beiden Geschlechtern genau der gleiche; auch beginnt er bei beiden zu derselben Zeit. Die ersten Spuren dieser Sonderung bemerkte ich an Embryonen von 3,8^ctm.^ Länge (Schema A. 6); bei solchen von 3,5^ctm.^ blieb es zweifelhaft, ob er sich bereits zu bilden begonnen hatte oder nicht. Die erste Abschnürung der dorsalen Seite des Urnierenganges beginnt dabei in einer solchen Entfernung vom After, dass auf die dadurch abgegrenzte Längsausdehnung der späteren Niere etwa 14—15 Segmentalorgane kommen; diese Zahl wurde an dem weiblichen Embryo von 4,1^ctm.^ durch Zählung der betreffenden Segmentaltrichter gewonnen und sie steht mit dem vom ausgewachsenen Thiere gewonnenen Resultate in Einklang; denn es hat sich nachträglich (s. p. 85 u. 144) ergeben, dass die Niere der erwachsenen Thiere zusammengesetzt ist aus etwa 15 einzelnen Segmentalorganen. Dort, wo sich bei kleinen wie grösseren Embryonen der Harnleiter mit dem *Leydig*'schen Gang (beim Weibchen) oder primären Urnierengang (beim Männchen) verbindet, sind die Durchschnittsbilder immer die gleichen, mag diese Verbindungsstelle bald, wie bei dem Embryo von 4,5^ctm.^ (Schema A. 11.), dicht beim After oder wie bei dem von 4,1^ctm.^ (Schema A. 8.) auf 2^mm.^ Entfernung von demselben liegen. Man sieht in allen Fällen, dass vor der Vereinigungsstelle beider Canäle (Taf. XIII Fig. 1.) ein verhältnissmässig sehr weiter Canal (c. r. 1.) dorsal hart am *Leydig*-schen Gang liegt, während der darüber liegende zweite Harncanal (c. r. 2.) viel enger ist. Dasselbe Bild ist natürlich auf einer um so grösseren Zahl von Schnitten nach vorn hin anzutreffen, je näher die Verbindungsstelle des eigentlichen Harnleiters mit dem *Leydig*'schen Gang dem After liegt. Hinter der Vereinigungsstelle (Taf. XIII Fig. 3) aber erkennt man auf eine kurze Strecke eine mehr oder minder unregelmässige Doppelfalte im

Lumen des *Leydig*'schen Ganges, welche sehr bald völlig verstreicht. Von da an setzen sich abermals eben so dünne Harncanälchen an den *Leydig*'schen Gang, wie in der vorhergehenden Strecke an den von ihm abgetrennten eigentlichen Harnleiter. Die hier beschriebenen Bilder lassen sich in keiner Weise anders deuten, als durch die Annahme, es werde vom *Leydig*'schen Gang durch Bildung einer dorsalen Doppelfalte an bestimmter Stelle und Fortschreiten derselben nach hinten hin ein kleiner Theil desselben allmälig abgeschnürt, und zwar grade derjenige Theil, an welchen sich auch vor der Trennung schon die ursprünglich mit dem ganz ungetheilten Urnierengang in Verbindung stehenden Segmentalharnleiter ansetzten. Es wiederholt sich also am dorsalen Abschnitt des *Leydig*'schen Ganges (oder primären Urnierenganges beim Männchen) der gleiche Vorgang, wie er vorher an der ventralen Seite des Urnierenganges zur Trennung des letzteren in Tube und *Leydig*'schen Gang geführt hat.

Es liesse sich gegen diese Deutung ein freilich mit Hülfe der genau nach den Querschnittsreihen construirten schematischen Bilder leicht zu widerlegender Einwand erheben. Man könnte sagen, es brauche zur Bildung des Harnleiters nur derjenige Abschnitt des Urnierenganges (resp. *Leydig*'schen Canales), welcher zwischen dem 15. und 16. Segmentalharnleiter läge, nur in die Länge gezogen zu werden, um den hinteren keine Harncanälchen mehr aufnehmenden Abschnitt des *Leydig*'schen Ganges, (der beim Männchen zur Samenblase wird), entstehen zu lassen. Mit dieser Annahme freilich wäre doch eigentlich die Entstehung des beim ausgewachsenen Thiere so langen Harnleiters noch nicht erklärt. Ganz abgesehen aber von dieser Schwierigkeit lässt sich schon aus den vorliegenden Beobachtungen über die relativen und absoluten Masse der betreffenden Abschnitte bei Embryonen von 3,5—5,7$^{ctm.}$ Länge leicht erweisen, dass eine solche Opposition ganz willkürlich und incorrect wäre — vorausgesetzt, dass man sich an die festgestellten Thatsachen halten will. Denn es zeigt sich auf den ersten Blick beim Vergleichen der Schemata A 5 bis A 13, dass der noch ungetheilte Abschnitt des *Leydig*'schen (resp. Urnieren-) Ganges sowohl absolut, wie relativ mit zunehmender Länge des Embryo's immer kürzer wird; bei dem Embryo von 4,0$^{ctm.}$ Länge (Schema A. 7.) hat er eine absolute Länge von 2,6$^{mm.}$ und er nimmt etwa 10—12 Harnleiter auf; bei dem weiblichen von 4,3$^{ctm.}$ ist er nur noch 1,6$^{mm.}$ lang und es entsprechen ihm nur noch etwa 6 Harncanälchen; bei dem von 5,2$^{ctm.}$ Länge endlich hat dieser ungetheilte Abschnitt nur noch 1,0$^{mm.}$ Länge und es münden nur 2—3 Harncanälchen in ihn ein (Schema A. 12.) Hat der Embryo endlich die Länge von 6$^{ctm.}$ überschritten, so ist die Trennung vollständig geworden, d. h. in den untersten

vereinigten Abschnitt des *Leydig*'schen Ganges und Harnleiters (resp. in den Urogenitalsinus beim Männchen) münden nun gar keine Harncanälchen (secundäre Harnleiter) mehr ein. Trotzdem ist dieser letzte Theil noch kürzer geworden, und dass er beim ausgewachsenen Thier absolut länger ist, als beim 6ctm. langen Embryo selbst der ganze Harnleiter, liegt ganz ausschliesslich an der allgemeinen, alle übrigen Theile in fast gleicher Weise treffenden, durch das Gesammtwachsthum des Embryo's bedingten Längenzunahme.

Es ist hierdurch zur Evidenz erwiesen, dass auch der Harnleiter sich nicht — wie man vielleicht geneigt sein könnte anzunehmen — durch Verwachsen der einzelnen Segmentalharnleiter in der Längsrichtung bildet, sondern dass er dem Eileiter und *Leydig*'schen Gang vollständig analog durch eine Umbildung der dorsalen Wand des primären Urnierenganges und ganz ausschliesslich aus diesem entsteht. Es ist dadurch der denkbar einfachste Entwicklungsgang festgestellt. Durch Verwachsung mit den Ausführgängen der Segmentaldrüsen wird der ursprünglich als solider Zellstrang angelegte primäre Urnierengang zum Ausführgang der ersteren, ventral schnürt sich von ihm ein Canal (die Tube) bald vollständig beim Weibchen, oder unvollständig beim Männchen ab, ein andrer (der Harnleiter) in beiden Geschlechtern dorsal; niemals brauchen dabei die segmentalen Harncanälchen ihre Anheftung an den primären Urnierengang aufzugeben, was sie unbedingt thun müssten, wenn *Leydig*'scher Gang oder Harnleiter Neubildungen aus den Segmentaldrüsen wären und nicht, wie hier nachgewiesen, direct durch eine von vorn nach hinten fortschreitende und an bestimmten Stellen beginnende, bald mehr, bald minder vollständige Längstheilung des einfachen Urnierenganges entstünden. Die grosse allgemeine Bedeutung des hierdurch festgestellten Entwicklungsganges kann erst später besprochen werden.

Leider fehlten mir sowohl von Scyllium wie von Mustelus die jüngsten Stadien, in welchen die Entstehung der Harnleiter vor sich geht. Ein einziger 1,5 ctm. langer Embryo von Mustelus konnte wegen schlechter Erhärtung nicht in eine ganz lückenlose Querschnittreihe zerlegt werden; bei dem von 1,9 ctm. Länge aber (Schema B. 1 und Taf. XII. Fig 31,32) waren sie schon vollständig angelegt. Man weiss, dass in dieser Gattung neben dem einen die vordersten 3 oder 4 Segmentalharncanälchen aufnehmenden Harnleiter noch 5—7 (s. pag. 146) neben diesem und auch getrennt von einander bis unten hin zum Genitalsinus verlaufen. Hier könnte also sehr wohl der Vorgang Platz gegriffen haben, welcher bei Acanthias so eben als unmöglich erwiesen wurde: es könnten die einzelnen Harnleiter durch Längsstreckung aus dem ursprünglich unter fast

rechtem Winkel in den primären Urnierengang einmündenden getrennten Harncanälchen entstanden sein, da sie ja auch beim Embryo von 5 ctm. Länge so gut, wie beim erwachsenen Thier diese getrennte Ausmündung in den untersten Abschnitt des *Leydig*'schen Ganges beibehalten haben. Für diese letzteren ist das nun vielleicht als richtig anzunehmen, aber der erste durch sein Volumen die übrigen schon im Embryo übertreffende Harnleiter scheint sich trotzdem ähnlich zu bilden, wie der ganz einfache Harnleiter bei Acanthias: durch Abschnürung an der dorsalen und medialen Wand des primären Urnierenganges. Vielleicht aber ist selbst auch für jene 7 isolirten Harnleiter die eben gemachte Annahme nicht ganz richtig. Aus dem, was jetzt über die primäre Verbindung der Segmentaldrüsen mit dem Urnierengang bekannt ist, folgt, dass zwischen den Insertionsstellen der Ausführgänge der ersteren der Urnierengang ganz einfaches Epithel zeigen muss. Nun finde ich aber bei dem Embryo von 2,7 ctm. (Schema B 2 und Taf. XII Fig. 37—39) sowie bei dem von 1,9 ctm. (Schema B 1 und Taf. XII. Fig. 31, 32) keine solchen Unterbrechungen, vielmehr ist der primäre Urnierengang ganz durchgehend an derjenigen, etwas dorsal und medial gelegenen Seite verdickt (Taf. XII. Fig. 32, u; Fig. 38, 39 c. r), an welche sich in ziemlich regelmässigen Abständen die ausführenden Harncanälchen der Segmentalorgane ansetzen. Diese Verdickungen scheinen direct der Wand des Urnierenganges anzugehören. Bald sind sie völlig solid (Taf. XII. Fig. 32, 38), bald haben sie ein deutliches Loch (Taf. XII. Fig. 39). Ich muss es hiernach für möglich oder selbst wahrscheinlich halten, dass bei Mustelus sich an der innern und dorsalen Wandung des Urnierenganges durch Verdickung seiner Zellwandung ein längslaufender ursprünglich solider Zellstrang bildet, ehe überhaupt die Verbindung der Lumina des Urnierenganges und der einzelnen Harncanälchen erfolgt. Dann aber wäre die principielle Uebereinstimmung mit dem sichergestellten Verhalten bei Acanthias gewahrt; hier wie dort gingen dann die eigentlichen Harnleiter aus dem primären Urnierengang hervor.

Noch weniger klar liegen die Verhältnisse bei Scyllium. Man ersieht aus den 3 Durchschnittsbildern von Scyllium canicula (Taf. XII. Fig. 10—12 Schema D), dass hier auf etwa 2 mm. Entfernung vom After dorsal vom *Leydig*'schen Gang drei gesonderte Harncanäle (c. r 1—3) verlaufen; bei 1 mm. Entfernung sind es schon 6, gleich dahinter sogar schon 7 solche. Hie und da sind ihre Lumina ungemein deutlich, an anderen Stellen aber fehlen sie auch wieder vollständig (Taf. XII. Fig. 11. c. r. 2 u. 4), an noch andern scheinen 2 mit einander verschmolzen zu sein (Taf. XII. Fig. 12. c. r. 2 u. 3). Dies deutet auf

sehr complicirte Vorgänge bei der Bildung der Harnleiter dieser Gattung hin, denn im ausgebildeten Stadium finden sich nicht so viele isolirte Harnleiter, wenigstens bei Scyllium canicula nicht, obgleich auch bei diesem die Verhältnisse ganz ähnlich sind, wie bei Scyllium catulus. Die Unmöglichkeit, durch vollständige Entwicklungsreihen die hier nur angeregte Frage nach der Entstehung der zahlreichen Harnleiter mancher Gattungen zum Abschluss zu bringen, verbietet es, genauer auf die Beschreibung meiner Präparate einzugehen. Nur das will ich bemerken, dass sich mir durch dieselben die Ansicht als sehr wahrscheinlich aufgedrängt hat, dass bei allen Plagiostomen sich Harnleiter und deren Erweiterungen, die Harnblasen, nicht aus den eigentlichen Segmentalorganen, sondern durch Abschnürung von dem primären Urnierengang gebildet haben, grade so wie es für die einzige Gattung Acanthias durch Beobachtungen sichergestellt werden konnte.

D. Die morphologische Bedeutung des primären Urnierenganges. Die morphologische Bedeutung des primären Urnierenganges und seine Verschiedenheit von den Segmentalorganen ist nach den einzig vorliegenden Beobachtungen von *Balfour* sehr klar; trotzdem hat doch wieder dieser eifrige Beobachter eine Deutung seiner Entstehungsweise gegeben, welche zur Unklarheit führt. Dieser Punkt muss wegen seines principiellen Werthes näher besprochen werden. *Balfour* fällt nemlich der Gegensatz auf, in welchem nach seiner Beobachtung der ursprünglich solide, primäre Urnierengang zu den Ausführgängen der Urniere anderer Thiere steht, welche ja nach den neuesten Lehren durch Einstülpung aus dem Peritonealepithel entstehen sollen. Er vergisst freilich dabei, dass diese letzteren zum Theil in scharfem Widerspruch zu früheren Angaben genauer Beobachter (*Rathke*, *Bischoff*, *Koelliker etc.*) stehen, nach welchen sowohl *Wolf*'scher, wie *Müller*'scher Gang als ursprünglich solide Zellstränge auftreten. Interessant ist es nun, die Richtigkeit der modernen Lehren vorausgesetzt, (was aber freilich sicherlich falsch ist) zu sehen, wie *Balfour* den Widerstreit zwischen diesen und seinen eigenen Angaben zu lösen versucht. Ich muss ihn hier wieder selbst sprechen lassen.

Er sagt (l. c. pag. 37) wörtlich: „Ich wies schon darauf hin, dass die Entwickelungsweise des Oviducts *nur* als eine Modification einer einfachen Einstülpung von der Pleuroperitonealhöhle her zu betrachten sei. Seine Entstehung durch Einstülpung bei Vögeln wie bei Batrachiern beweist noch schlagender die Wahrheit dieser Ansicht.

„Die Erklärung, warum er zuerst als solider dicht neben dem Epiblast liegenden Zellstrang erscheint, ist, wie ich glaube, folgendermassen zu

geben. Da der Oviduct von seinem primären Einstülpungsort (primitive point of involution) aus einen langen Weg nach hinten hin zu wachsen hatte, war es sicherlich vortheilhaft für ihn, seine Bahn nicht durch das Mesoblast der intermediären Zellmasse durchzubrechen, sondern zwischen ihm und dem Epiblast zu verlaufen. Diese Modification einmal gegeben, musste der Zellknopf, von dem der Canal entspringt, an die Aussenseite der intermediären Zellmasse gerathen, anstatt in der Nähe der Pleuroperitonealhöhle zu bleiben, und diese Veränderung bedingt wieder, dass die erste Entstehung durch Einstülpung aufgegeben, dagegen die solide Entstehungsweise angenommen und ein Lumen erst später gewonnen wurde."

„Als Unterstützung für die Annahme, dass der hier angedeuteten Ursache die Modification der Entwickelungsweise zuzuschreiben sei, erscheint die Thatsache, dass bei Vögeln eine ähnliche Modification mit dem *Wolf*'schen Gang Platz gegriffen hat. Dieser entspringt dort in andrer Weise, als bei allen niedriger stehenden Wirbelthieren, in Gestalt eines dem Epiblast nahe liegenden Zellstranges, anstatt durch Einstülpung."

Auf Seite 38 sagt er dann weiter: „Der Oviduct mag daher angesehen werden als entstanden durch eine Einstülpung von der Pleuroperitonealhöhle her."

„Der *Wolf*'sche Gang entspringt durch eine Serie solcher Einstülpungen, welche alle hinter jener liegen, aus der der Oviduct entsteht."

„Die einfachste Erklärung dieser Thatsachen (sic!) ist die: dass an Stelle des Oviducts und *Wolf*'schen Körpers ursprünglich eine Anzahl gleicher Körper vorhanden waren (wahrscheinlich je einem vertebralen Segment entsprechend), deren jeder einzelne durch eine Einstülpung von der Pleuroperitonealhöhle her entstand; und dass der erste derselben nachher umgewandelt wurde um Eier zu leiten, während die übrigen sich vereinigten zur Bildung des *Wolf*'schen Ganges."

Ich mühe mich nun in der That vergeblich ab, in den hier getreu angeführten Sätzen und auch im übrigen Text der *Balfour*'schen Arbeit einen Beweis für die Richtigkeit der hypothetischen Annahme zu finden, dass der primäre Urnierengang ursprünglich durch eine Einstülpung entstanden sein müsse. Er führt nur Wahrscheinlichkeitsgründe an; diese selbst aber sind gar nicht zu benutzen, denn einmal ist ihre Beobachtungsgrundlage (wie später ausführlich erörtert werden wird) gar nicht sichergestellt, sondern nur nach der modernen Anschauung, dass das Neueste auch immer das Beste sein müsse, als sicher angenommen; zweitens schlagen sie hier um so weniger durch, als *Balfour* bei ihrer Herbeiziehung Parallelisirungen macht, welche sich als vollständig falsch ergeben.

Es entsteht in der That, wie oben gezeigt wurde, der *Wolf*'sche (d. h. *Leydig*'sche) Gang so wenig aus den verwachsenen Segmentalorganen, wie der Eileiter durch eine directe Umwandlung des primären Urnierenganges; es ist *Balfour* entgangen, dass dieser sich seiner ganzen Länge nach mit den einzelnen Segmentalorganen verbindet und dadurch wirklich zum Urnierengang wird; er hat endlich nicht gewusst, was durch meine Beobachtungen jetzt zweifellos festgestellt ist, dass dieser primäre Urnierengang sich mehr oder minder unregelmässig in Eileiter, *Leydig*'schen Gang und Harnleiter spaltet, dass also sämmtliche Ausführgänge des Urogenitalsystems durch allmälige Umbildung eines einzigen nach *Balfour* in Form eines soliden Zellstranges zuerst auftretenden und von den Segmentalorganen ursprünglich gänzlich getrennten Ganges entstehen. Ehe also die Frage wirklich in der von *Balfour* mit wohl etwas zu grosser Hast versuchten Weise zu beantworten gewesen wäre, hätten die wirklichen Homologien dieser Canäle in der Wirbelthierreihe festgestellt sein müssen; denn erst dann hätte sich entscheiden lassen, ob wirklich ursprünglich der *Wolf*'sche Gang der Vögel die Verpflichtung (sit venia verbo) hatte, durch Einstülpung zu entstehen. Wenn aber nachgewiesen werden kann, dass er diese Verpflichtung nicht hatte, — weil die ihm morphologisch entsprechenden Theile bei niedersten Wirbelthieren nicht so entstehen; — und wenn ferner gezeigt werden kann, dass diejenigen Canäle bei niederen Wirbelthieren, welche vielleicht durch Einstülpung gebildet werden (Amphibien und Knochenfischen) morphologisch weder mit dem Eileiter noch dem *Wolf*'schen Gang genau zu identificiren sind: so können natürlich auch die Verhältnisse bei den höheren Wirbelthieren nicht in der von *Balfour* versuchten Weise zur Erklärung für die der niederen, speciell der Plagiostomen, herangezogen werden. Es hiesse dies denselben Fehler wieder begehen, der sich so oft in der Zoologie bitter gerächt hat: die Organisation wenig hoch stehender Organismen erklären zu wollen, indem man bei ihnen nach den einzelnen Organen höher stehender sucht.

Ob hier bei den Haien nun nicht Verhältnisse einfacherer Art vorliegen, welche umgekehrt zur Erklärung derjenigen der höheren Wirbelthiere dienen können, darf erst im 3. Abschnitt untersucht werden. Hier genügt es, constatirt zu haben: 1) dass der primäre Urnierengang bei diesen Thieren seiner Entstehung[1]) und Umbildung nach nichts mit den

---

[1]) *Balfour* freilich fasst den Eileiter als erstes Segmentalorgan auf, dessen ausführender Canal sich der Länge und nicht der Quere nach seine Bahn gebrochen habe. In dieser Deutung hätte ihn allein schon die Thatsache wankend machen

Segmentalorganen zu thun hat, sondern erst durch spätere Verwachsung zu ihnen in Beziehung tritt; 2) dass aus ihm die 3 verschiedenen Ausführgänge des Urogenitalsystems derselben hervorgehen (Eileiter, *Leydig*'scher Gang und Harnleiter); 3) dass nach *Balfour* die Trichteröffnung der Tube durch Durchbruch eines soliden Zellknopfes in die Leibeshöhle hinein und nicht durch Einstülpung entsteht.

§ 10. Enstehung der Ureierfalte oder indifferenten Geschlechtsanlage.

Die erste Anlage der Keimdrüsen tritt bei den Plagiostomen in Form von langgestreckten Falten auf, welche ausnahmslos zwischen der Mittellinie (oder dem Mesenterium) und den Segmentaltrichtern liegen und den grössten Theil der Leibeshöhle durchziehen. Von Anfang an ist eine Verschiedenheit zwischen dem vorderen und hinteren Theil dieser Genitalfalten zu erkennen; in jenem bilden sich die Ureier aus, in diesen fehlen solche Ureier beständig. Dieser letztere wandelt sich allmälig zum epigonalen Organ um, jener erste bildet sich zur Keimdrüse aus, welche ursprünglich bei beiden Geschlechtern völlig identisch ist. Wir können hiernach die indifferente Keimdrüsenanlage als *Ureierfalte* in einen gewissen Gegensatz zu der nie Ureier enthaltenden hinteren *Epigonalfalte* bringen; beide gehen ohne Unterbrechung in einander über und bilden zusammen die Genitalfalte.

Die allmälige Gestaltveränderung der Genitalfalte ist bei den verschiedenen Gattungen oft recht verschieden. Bei Acanthias bleiben linke und rechte Falte zeitlebens von einander getrennt (s. Schema A. 3. bis A. 12); bei Scyllium und Mustelus dagegen verwachsen die Epigonalfalten in der Mittellinie, d. h. sie treten an das Mesenterium heran und vereinigen sich allmälig so vollständig, dass sie nicht mehr als 2 besondere Falten erscheinen, sondern als 2 Lappen eines Organs (s. Taf. VIII. Fig. 14, 15), welches das Mesenterium vollständig zu unterbrechen scheint. In den schematischen Bildern ist dies dadurch ausgedrückt, dass der Epigonaltheil der (violetten) Genitalfalte überall schwächer, als der Ureiertheil

---

sollen, dass der Tubentrichter bei den höheren Wirbelthieren auftritt, nachdem längst die Urniere in ihren typischen Theilen angelegt ist; während bei den Haien allerdings jener zuerst, nachher erst die weiter nach hinten gelegenen Segmentalorgane eines nach dem andern entstehen, sollte bei den Amnioten die ganze Reihe der Segmente der Urniere, welche entschieden Segmentalorganen gleichzustellen sind, gebildet werden mit Ausnahme des typisch ersten. Eine solche Zerreissung im zeitlichen Auftreten einer Reihe homodynamer Gliederungen wäre doch in der That recht wunderbar, für welche es *Balfour* schwer werden würde, irgendwelche Analogiegründe aufzufinden.

derselben gehalten wurde. Aus den Abbildungen ersieht man auf den ersten Blick, dass die Vereinigung der beiden Epigonalfalten bei Mustelus keine ursprüngliche ist; denn der indifferente Embryo von $2{,}7^{ctm.}$ Körperlänge (Schema B. 2) zeigt völlig getrennte Genitalfalten; bei $3{,}1^{ctm.}$ Länge (Schema B. 3) ist ihr hinterstes Ende schon verwachsen d. h. auf das Mesenterium hinaufgezogen und bei $4^{ctm.}$ Länge (Schema B. 5) hat sich diese Vereinigung der Epigonalfalten mit dem Mesenterium bereits vollständig vollzogen.

Nach dieser allgemeinen Orientirung wollen wir die speciellen Verhältnisse näher in's Auge fassen.

A. Die Genitalfalte von Acanthias. Eine wirkliche Genitalfalte tritt erst auf, wenn der Embryo ungefähr $2{,}7^{ctm.}$ Länge des Körpers erreicht hat (Schema A. 3). Die beiden von Anfang an erkennbaren Abtheilungen sind auch hier schon scharf bezeichnet; die ganze Genitalfalte erstreckt sich bis in das hinterste Drittheil der Leibeshöhle, die Ureierfalte (im Schema durch grössere Breite und unregelmässigen Rand bezeichnet) nimmt etwa die Hälfte derselben ein. Mit zunehmendem Wachsthum des Embryo's nimmt nun natürlich die Gesammtlänge der Genitalfalte zu; bei dem Embryo von $2{,}7^{ctm.}$ Länge hat sie eine Länge von reichlich 4, bei dem von $4{,}5^{ctm.}$ ♂ eine solche von reichlich $7^{mm.}$ erreicht; sie ist also ungefähr in demselben Verhältniss gewachsen, wie der Embryo auch. Anders stellt sich das Verhältniss, wenn man die beiden Abtheilungen der Genitalfalte je nach dem Geschlecht in's Auge fasst. Beim Weibchen von $3{,}15^{ctm.}$ Länge (Schema A. 4) hat die Ureierfalte eine Länge von $3{,}6^{mm.}$, bei dem von $5{,}7^{ctm.}$ eine solche von $4{,}4^{mm.}$; dieser Theil ist also nur ganz unbedeutend in die Länge gewachsen. Die Epigonalfalte dagegen hat sich factisch stark verkürzt; denn bei dem Embryo von $3{,}15^{ctm.}$ Länge ist sie fast $3^{mm.}$, bei dem von $5{,}7^{ctm.}$ nur mehr $1^{mm.}$ lang; bei noch etwas längeren Embryonen endlich verschwindet sie fast ganz. Beim Männchen verschwindet die Epigonalfalte gleichfalls; schon bei dem Embryo von $4{,}5^{ctm.}$ Länge (Schema A. 11) hat sie nur noch $1{,}6^{mm.}$ Länge. Dagegen verhält sich hier die Ureierfalte etwas anders als beim Weibchen. Während bei diesem das Hauptlängenwachsthum zwischen $2{,}7^{ctm.}$ und $3{,}15^{ctm.}$ fällt — von $2{,}4^{mm.}$ auf $3{,}6^{mm.}$ — hat die Ureierfalte beim Männchen von $4{,}0^{ctm.}$ Länge (Schema A. 7) noch gar nicht an Länge zugenommen, dann aber tritt mit einem Male eine rasche Verlängerung ein, so dass schon der Embryo von $4{,}5^{ctm.}$ Länge (Schema A. 11) eine solche von $5{,}6^{mm.}$ Länge hat. Sie übertrifft jetzt sogar die weibliche der gleich langen Embryonen nicht unbedeutend; im späteren Wachsthum gleicht sich dieser Unterschied aber wieder aus.

Die hier nachgewiesene Verkürzung der Epigonalfalte und die Verlängerung der Ureierfalte beruht aber nicht, wie es scheinen könnte, einfach darauf, dass sich in jener von vorn nach hinten zu fortschreitend Ureier entwickeln, sie sich also direct in die Ureierfalte umwandelt. Es entsprechen, wie durch eine Vergleichung der Schemata A 3—13 bewiesen wird, der Ureierfalte immer nahezu die gleiche Zahl von Segmentalorganen (12—14). Nun müsste aber die Zahl der letzteren beim Embryo von 5,7 ctm. Länge (Schema A. 13) im Bereich der Ureierfalte reichlich 20 betragen, wenn sie sich einfach in die Genitalfalte hinein verlängerte, da diese letztere bei ihrer ersten Anlage etwa 23 Segmentalgängen (Schema A. 3) entspricht. Damit ist der Nachweis geliefert, dass die Epigonalfalte sich wirklich verkürzt, die Ureierfalte aber den ihr einmal zu Theil gewordenen Bezirk nicht wesentlich überschreitet, sondern mit ihm gleichmässig fortwächst.

Trotzdem findet schon in den Embryonen, deren Ureierfalte noch nicht begonnen hat, sich in die eigentliche Keimfalte umzuwandeln, eine massenhafte Vermehrung der Ureier selbst statt, die nun natürlich nicht durch starke Längsstreckung des Organs — welche ja nicht stattfindet —, sondern nur noch durch Erhöhung desselben und Veränderungen in dem die Ureier erzeugenden Epithel der Ureierfalte bewirkt werden kann.

Die ersten Ureier treten schon bei Embryonen von 1,9 ctm. Länge auf, also viel früher als die Genitalfalte selbst. In diesem Stadium schon war das Epithel des Urnierengangwulstes, der Segmentaltrichterfurche und des in der Mittellinie herabhängenden Mesenteriums (Taf. XIII. Fig. 7 ms.) cylindrisch geworden und von den tiefer liegenden ganz unregelmässigen und mitunter selbst sternförmigen Stromazellen durch eine feine Linie, eine Basalmembran (Taf. XIII. Fig. 7 a), geschieden. Während bei dem Embryo von 1,5 ctm. die Basis des Mesenteriums noch ganz schmal ist und das die beiden Epithellamellen trennende Stroma höchstens aus einer dünnen Zellenlage (Taf. XII. Fig. 1, 7, 8) besteht, hat sich bei dem von 1,9 ctm. (Taf. XIII. Fig. 7) die Basis schon stark verbreitert und zugleich etwas nach unten vorgezogen. Dadurch entsteht eine viel stärkere Einbuchtung zwischen dem Urnierengangwulst und dem Mesenterium, als früher vorhanden war. Bei jenem kleinern Embryo trug die Basis des Mesenterium's (Taf. XII. Fig. 7) ein mitunter deutlich geschichtetes Epithelium, dessen einzelne Zellen indess überall noch cylindrisch waren. Diese Stelle des verdickten Epithels an der Mesenteriumsbasis nun wölbt sich bei dem Embryo von 1,9 ctm. stärker vor (Taf. XIII Fig. 7 g), indem sich zugleich das Stroma von oben her zwischen beide Epithellamellen einschiebt. Diese anfänglich noch ziemlich unregelmässi-

gen und kurzen Vorwölbungen sind die ersten Anlagen der Genitalfalten, und jetzt schon beginnt auch im vordersten Theil der Leibeshöhle die Ausbildung von Ureiern an dieser Stelle.

Die cylindrischen Zellen des gesammten Keimpithels haben oft recht schmale Kerne, deren Masse sich durch grosse Aufsaugungsfähigkeit von Farbstoffen auszeichnet und immer ganz homogen erscheint. Ungemein leicht und intensiv blau färben sie sich namentlich in Haematoxylin. An der Stelle, wo durch die erwähnte doppelte schwache Vorwölbung die erste Anlage der Genitalfalte bezeichnet ist, liegen nun zwischen denselben schmalkernigen Cylinderzellen andre etwas grössere (Taf. XIII. Fig. 7) mit mehr ovalem Kern und hie und da selbst ganz polyedrische mit sehr grossem runden Kern. Jene ovalen Kerne sind schon weniger homogen, wie die ganz schmalen und schwach körnig; auch färben sie sich weniger intensiv. Die grossen runden Kerne dagegen, welche die im Mittel etwa 0,02 mm. haltenden Zellen nur zur Hälfte ausfüllen, sind wie blasig aufgetrieben, unregelmässig gekörnt; sie färben sich nur sehr schwach in Haematoxylin und nehmen dabei auch nie die auffallend rein blaue Färbung an, wie die schmalen Kerne. Der Durchmesser dieser Körnchenkerne schwankt zwischen 0,015 mm. und 0,018 mm., während die längsten ovalen Kerne eine Länge von 0,02 mm. bei einer Breite von 0,01 mm. besitzen, bedeutend kleiner sind dagegen die homogenen schmalen Kerne der eigentlichen Cylinderzellen. Diese letzteren scheinen sich in einer beständigen Vermehrung zu befinden, wie aus den biscuitförmigen und mitunter recht stark in die Länge gezogenen Kernen gefolgert werden kann.

Die hier beschriebenen Bilder lassen sich nun gewiss nur dahin deuten, dass sich die schmalkernigen Zellen theils durch Theilung vermehren, theils durch Wachsthum vergrössern; dabei werden die schmalen Kerne zuerst oval, schliesslich rund und gross und die Substanz derselben unterliegt einer durch die auftretende Körnelung und die geringere Verwandtschaft zum Haematoxylin recht scharf bezeichneten Umwandlung. Da nun diese Körnchenzellen in Grösse, Aussehen und Reactionen vollständig übereinstimmen mit den vergrösserten Zellen, welche in deutlich als solche erkennbaren Ureierfalten oder selbst im Epithel der (weiblichen oder männlichen) Keimfalte liegen (s. Taf. XIV Fig. 15, 16, 17 etc.), diese letzteren aber entschieden als Ureier im Sinne *Waldeyer*'s zu bezeichnen sind: so glaube ich auch jene in der noch nicht scharf als Genitalfalte ausgeprägten Aufwulstung an der Basis des Mesenteriums liegenden Körnchenzellen als Ureier ansehen zu können. Auch die Stellung am Mesenterium spricht nicht dagegen; denn durch das schon oben hervorgehobene Herabtreten des in starker Vermehrung begriffenen Stroma's

des Mesenteriums werden die beiden Zellwülste mit ihren Ureiern immer weiter auseinander getrieben, während das eigentliche Mesenterium, welches ein einfaches Epithelium trägt, immer ziemlich schmal bleibt. Da nun allmählich auch die Ureierwülste sich verlängern in dorso-ventraler Richtung und schliesslich selbst das Stroma von der Basis des Mesenterium's her in sie hineinwächst, so erscheinen sie dann als zwei vom Mesenterium ganz getrennte Lamellen, welche beiderseits neben diesem letzteren in die Leibeshöhle herabhängen.

In dieser Form treten sie auf, wenn der Embryo etwa $2{,}7^{ctm.}$ lang ist (Taf. XIII Fig. 16); sie stehen dann halbwegs zwischen dem Mesenterium und der Urnierengangfalte Diese scheinbare Lageveränderung kommt dadurch zu Stande, dass sich überhaupt alle Theile bedeutend von einander entfernen und zwar nach allen Richtungen hin. Da nun bei dem Embryo von $1{,}5^{ctm.}$ Länge die absolute Entfernung zwischen den beiden Urnierengängen $0{,}33^{mm.}$, bei dem von $2{,}7^{ctm.}$ aber $0{,}71^{mm.}$ beträgt und die Ausdehnung in dorso-ventraler Richtung in gleichem Masse zugenommen hat, so ist es auch nicht zu verwundern, dass die eben erwähnten Zellwülste mit Ureiern nun im älteren Embryo neben dem Mesenterium als abgesonderte Wülste herabhängen. Vorn fangen diese Genitalfalten dicht hinter den Tuben an, und fast gleich von Anfang an enthalten sie Ureier; diese Ureierfalte hört (Schema A. 3) reichlich $3{,}2^{mm.}$ hinter dem Tubentrichter auf und sie ist somit etwa $3^{mm.}$ lang. Die Epigonalfalte verlängert sich fast noch um $2^{mm.}$ weiter nach hinten; linke und rechte sind vollständig von einander getrennt. Die Ausdehnung der Ureierfalte in dorsoventraler Richtung, die ich ihre Höhe nennen will, hat im Mittel etwa $0{,}15^{mm.}$ erreicht, ihre Breite etwa $0{,}09^{mm.}$; an ihrer lateralen dem Urnierengang und den Trichtern zugewandten Fläche finden sich fast ausschliesslich die Ureier, hin und wieder tritt jedoch auch ein solches an der medialen auf. Auf der Höhe der Genitalfalte finden sich hier 2—4 Ureier nebeneinander; sie springen oft buckelig in das noch recht schwach entwickelte Stroma vor, sodass sich die Dicke des Keimepithels der lateralen Fläche nicht scharf bestimmen lässt. Doch übertrifft sie die der medialen Fläche um mindestens das Dreifache, obgleich auch hier die Epithelzellen oft noch ziemlich deutlich ausgesprochene Cylindergestalt besitzen. Structur und Verhalten gegen Färbungsmittel sind hier noch genau, wie bei den ersten vorhin beschriebenen im Mesenteriumsepithel auftretenden Ureiern.

Bei dem Embryo von $3{,}5^{ctm.}$ (Taf. XIII Fig. 19) hat die Ureierfalte in beiden Geschlechtern schon eine mittlere Höhe von $0{,}23$—$0{,}30^{mm.}$ erreicht; ihre Länge ist fast bis auf $4^{mm.}$ gestiegen. Es ist also eine

recht erhebliche Vermehrung der Oberfläche der Ureierfalte eingetreten vor Allem durch die starke Erhöhung derselben. Dem entsprechend sind auch schon auf der lateralen Fläche eine bedeutend grössere Anzahl von Ureiern vorhanden; im Minimum finden sich jetzt 4—5 solche in der Höhe übereinander. Auffallend ist in diesem Stadium die offenbar recht starke Vermehrung der schmalkernigen Keimepithelzellen, wie solche an der Basis der Ureierfalte (Taf. XIII Fig. 19) und vor Allem an der ventralen Kante derselben, durch die ungemein dicht liegenden, ungleich langen, und oft schuhsolenartig eingeschnürten schmalen Kerne angedeutet ist. Aber auch die Ureier selbst scheinen jetzt schon anzufangen, sich selbständig zu vermehren. Neben solchen nemlich, welche offenbar nur aus der Vergrösserung und Aufquellung einer der schmalkernigen Keimepithelzellen entstanden sind, finden sich ebenso grosse oder selbst grössere glashelle Räume, in welchen je zwei solcher Zellen neben einander liegen (Taf. XIII Fig. 19 c). Man würde ohne Weiteres diese als durch endogene Zellbildung aus der Theilung des Kerns und Zellinhalts des ersten Urei's entstanden ansehen können, wenn nicht gleichzeitig mit solchen dicht nebeneinander liegenden secundären Ureiern an den Kernen selbst sehr eigenthümliche Veränderungen zu bemerken wären, deren Verständniss allerdings erst durch erneute speciell hierauf gerichtete Untersuchungen zu gewinnen sein wird. Es erinnern die hier angedeuteten Veränderungen in der Structur der Ureierkerne an die von *Bütschli* und *Auerbach* vorzugsweise untersūchten eigenthümlichen Structurveränderungen der Kerne im sich furchenden Ei; da sie hier in der Ureierfalte um so häufiger auftreten, je älter der Embryo wird, will ich die Besprechung meiner einschlägigen Beobachtungen auf kurze Zeit vertagen.

Ich will einstweilen annehmen, es sei der Beweis geliefert, dass die beiden Körnchenzellen (secundären Ureier) wirklich durch Theilung in einem primitiven entstanden seien: dann entspricht offenbar die etwas abstehende Wandung, welche beide umgiebt (Taf. XIII Fig. 19 c), der ursprünglichen primitiven Zellwandung. Innerhalb dieser letzteren, welche, wie es scheint, recht dehnbar ist, entstehen nun (durch Theilung?) immer neue secundäre Ureier, so dass schliesslich bei den Embryonen von 5 bis $6^{\text{ctm.}}$ Länge oft bis zu 8 und 10 grosskernige secundäre Ureierzellen innerhalb einer weit abstehenden Membran liegen (Taf. XIII Fig. 8), welche eben nichts andres ist, als die weitgedehnte Zellwandung des primitiven Urei's. Es geben diese Zellgruppen den Ureierfalten ein ganz eigenthümliches Gepräge, und da sie durch die eigenthümliche Darstellung von *Götte* über die Entstehung der Eier bei der Unke erhöhtes Interesse in Anspruch nehmen, so will ich sie fernerhin als Ureiernester bezeichnen.

Wenn die Embryonen ungefähr die Länge von 5,5—6$^{ctm.}$ erreicht haben, so tritt die geschlechtliche Differenzirung sowohl aussen an den Bauchflossen, wie in der Genitalfalte selbst auf. Bis dahin ist die indifferente Ureierfalte in beiden Geschlechtern gänzlich gleich gebildet, obgleich doch die Geschlechtsverschiedenheit schon in der verschiedenen Umbildungsweise des primären Urnierenganges ausgedrückt ist. In Länge hat beim Weibchen die indifferente Ureierfalte gegenüber dem 3,5$^{ctm.}$ langen Embryo kaum zugenommen, beim Männchen, wie oben angegeben, stärker. In Höhe ist sie ebensowenig gewachsen. Der weibliche Embryo von 5,7$^{ctm.}$ hat eine 0,26—0,28$^{mm.}$ hohe Ureierfalte, der von 3,5$^{ctm.}$ eine solche von 0,25$^{mm.}$ im Mittel; der männliche 6$^{ctm.}$ lange eine Ureierfalte von 0,4$^{mm.}$, der von 3,8$^{ctm.}$ von 0,3$^{mm.}$ Höhe. Dagegen ist die Dicke des Keimepithels an der lateralen Fläche ganz beträchtlich durch fortwährende Zunahme der Ureiernester gewachsen; bei dem 3,5$^{ctm.}$ langen Embryo ist sie 0,03$^{mm.}$ dick, bei dem von 4,1$^{ctm.}$ 0,04$^{mm.}$ und dem von 6$^{ctm.}$ schon 0,08$^{mm.}$ in ihrer dicksten Stelle. Diese Verdickung ist ausschliesslich durch die starke Vermehrung der Ureiernester hervorgerufen, denn die schmalkernigen Epithelzellen sind grade an der dicksten Stelle immer nur in einfacher Lage über den Ureiern (Taf. XIII Fig. 8) oder auch zwischen ihnen vorhanden. Ebenso ist die allgemeine Dickenzunahme der Ureierfalte während des indifferenten Stadiums hauptsächlich durch die oben angegebene Wucherung des Epithels bedingt; denn das Stroma hat fast gar nicht an Dicke gewonnen gegenüber dem Embryo von 3—4$^{ctm.}$.

Aber diese durch die Bildung der Ureiernester bedingte Verdickung des Keimepithels ist keine gleichmässige. In der Mitte ist sie am stärksten; von da nimmt sie gegen den ventralen Rand und die dorsale Basis sowohl, wie gegen das vordere und hintere Ende der Ureierfalte hin ab. Es bildet somit die Stelle, in welcher die Ureiernester am dichtesten liegen, eine Zone auf der lateralen Fläche der Ureierfalte, welche rings umrandet ist von einem weniger dichten Saum, der sich allmälig überall in das einfache cylindrische Keimepithel absenkt. So liegt die ganze verdickte Parthie des letzteren als eine ziemlich scharf umgrenzte Zone auf der lateralen Fläche der Ureierfalte; ich werde jene die Ureierzone nennen. Diese selbst aber zeigt wieder 2 Theile, eine centrale Fläche, in welcher die grössten Ureiernester am dichtesten gehäuft liegen, und einen Randsaum, in dem in der Regel die Ureiernester nur ganz gering entwickelt sind. Statt dessen finden sich hier (Taf. XIII Fig. 8a) und zwar vorzugsweise immer am äussersten Rande primitive, noch ungetheilte Ureier mit den characteristischen grossen körnigen Kernen, sowie Uebergangsstufen zwischen diesen und den schmalkernigen Epithelzellen. Zwar liegen

auch in der Mitte der Ureierzone noch immer einige primitive Ureier, aber sie treten gegenüber den Ureiernestern sehr in den Hintergrund, während die letzteren wie gesagt nach aussen am Randsaum vollständig verschwinden.

Die hier geschilderten Verhältnisse lassen sich nur in folgender Weise deuten. Während die Ureierfalte schwach an Länge, sehr beträchtlich dagegen in der Höhe zunimmt, vermehrt sich das schmalkernige cylindrische Keimepithel in einer Zone, welche zuerst breit die schmale ventral gelegene Ureierzone umgiebt (Taf. XIII Fig. 8), durch Theilung ihrer Zellen; die der letzteren zunächst gelegenen vergrössern sich zum Theil, ihre Kerne werden rund und so verbreitern sie durch allseitiges Randwachsthum die anfänglich recht schmale Ureierzone. Die zuerst gebildeten primitiven Ureier der letzteren haben sich (in später genauer zu schildernder Weise) vermehrt und die ersten Ureiernester gebildet. So breitet sich allmälig die Ureierzone durch Randwachsthum immer mehr über die Fläche der Genitalfalte aus, an ihrem Rande entstehen immer neue Ureier durch Vergrösserung der Keimepithelzellen, in ihrer Mitte nimmt die Zahl der Ureiernester immer mehr zu, indem die nächst jüngeren um die schon vorhandenen Ureiernester herum neue bilden. Endlich tritt auch eine weitere Verdickung dadurch ein, dass sich selbst 2 oder 3 solche Ureiernester über einander legen. So bedeckt schliesslich, bei den ungefähr $6^{ctm.}$ langen Embryonen, die Ureierzone fast ganz die laterale Fläche der Ureierfalte; nur an ihrer ventralen Kante, wie an dem dorsalen Winkel, wo früher die Wimpertrichter sassen, finden sich immer noch, wie es scheint, in Vermehrung begriffene schmalkernige Epithelzellen. Es wächst also die Ureierzone vom Centrum aus nach allen Richtungen hin, nach vorn und hinten, nach oben und unten; auch beendet sie dies Wachsthum nicht mit dem in ihr eintretenden Unterschied des Geschlechts; denn sonst könnte die Ureierzone eines reifen $25^{ctm.}$ langen Embryo's nicht eine Höhe von $2{,}2^{mm.}$ haben, während die des $6^{ctm.}$ langen in der Geschlechtsausbildung begriffenen nur höchstens $0{,}3^{mm.}$ hoch ist.

Die Veränderungen des Keimepithels während der zweiten Periode, zu welcher die indifferente Ureierfalte in eine geschlechtlich unterschiedene Keimfalte umgewandelt wurde, sollen im nächsten Paragraphen besprochen werden.

B. Die Genitalfalte von Mustelus. Die gröberen Verhältnisse ihrer Entstehung und Umbildung sind in den schematischen getreu nach Querschnittsreihen angefertigten Bildern in derselben Weise ausgedrückt, wie bei Acanthias. (Taf. XV Schema B.)

Ursprünglich treten bei Embryonen zwischen 2 und $3^{ctm.}$ Länge 2 gänzlich getrennte Genitalfalten auf (Schema B. 2); auch hier sind Ureierfalten und Epigonalfalten von Anfang an deutlich bezeichnet durch das Vorhandensein oder den Mangel der Ureier. Die Genitalfalte hat bei dem Embryo von $2{,}7^{ctm.}$ eine Länge von $5^{mm.}$; die Ureierfalte ist reichlich $2^{mm.}$ lang und sie beginnt erst hinter den ersten 3—4 rudimentären Segmentalgängen; die Epigonalfalten sind etwa $3^{mm.}$ lang. Bei $3^{ctm.}$ Gesammtlänge des Embryo's beginnen diese letzteren mit einander zu verwachsen, d. h. sie treten nun auf das sich dorsoventral stark ausdehnende Mesenterium hinauf und verbinden sich mit diesem und dadurch auch untereinander in solchem Masse, dass später das Mesenterium durch das epigonale Organ unterbrochen zu sein scheint. Dies Verhältniss habe ich im Schema dadurch auszudrücken versucht, dass die beiden getrennten Epigonalfalten, von dem Punkte an, wo sie auf das Mesenterium selbst herauftreten, in einem in der Mitte verlaufenden schmalen einfachen Streifen zusammen laufen. Die hierdurch angedeutete Verwachsung der Epigonalfalten unter einander und mit dem Mesenterium beginnt zuerst am hinteren Ende; sie schreitet allmälig nach vorn hin fort und erreicht ihr Ende, wenn der Embryo eine Länge von $4{,}0^{ctm.}$ erlangt hat (Schema B. 5). Auf die Ureierfalte greift die Verwachsung anfänglich nicht oder nur zu sehr geringem Theile über, in späteren Stadien tritt jedoch auch hier die Verbindung mit dem Mesenterium ein, so dass z. B. bei Embryonen von $8^{ctm.}$ Länge die ganze Keimfalte ebenso auf dem Mesenterium sitzt, wie das epigonale Organ.

Die Längenzunahme der ganzen Genitalfalte (im indifferenten Stadium) entspricht so ziemlich dem Wachsthum der Körperlänge. Von einer Verkürzung des Epigonaltheils, wie bei Acanthias, ist hier nicht die Rede; er nimmt im Gegentheil sogar mindestens ebenso zu, wie die Ureierfalte. Diese hat bei dem Embryo von $2{,}7^{ctm.}$ Länge eine solche von $2^{mm.}$, bei dem von $4{,}7^{ctm.}$ eine solche von fast $4^{mm.}$, ist also ungefähr doppelt so lang geworden. In fast genau demselben Verhältniss ist auch der Epigonaltheil gewachsen. Hier bei Mustelus tritt die Umwandlung der Ureierfalte in eine Keimfalte — welche schon durch ihre histologische Structur das Geschlecht zu erkennen giebt — früher ein, als bei Acanthias, nemlich bei Embryonen von 4,0—$4{,}7^{ctm.}$ Länge.

Bei dem noch ganz indifferenten Embryo von $1{,}9^{ctm.}$ Länge waren an der Basis des Mesenterium's schon einzelne Ureier vorhanden, indessen zu schlecht erhalten, um über ihre Entstehung und Lagerung ganz sichere Auskunft zu geben. Bei dem von $2{,}3^{ctm.}$ Länge findet sich schon eine deutlich abgesetzte und vom Mesenterium abgetrennte doppelte Ureierfalte,

deren ventrale Kante (Taf. XIII. Fig. 9) abgerundet ist und hier weit häufiger Ureier trägt, als bei Acanthias. Die Ureier zeigen, wenn auch nicht ganz so scharf, dasselbe Verhalten wie bei Acanthias; sie sind hell, 0,02—0,03 mm. im Durchmesser gross, ihr körniger Kern ist rund, bis zu 0,012mm. gross und mitunter finden sich in dem letzteren 2 Kernkörperchen. Die vereinzelt liegenden Ureier sind fast ringsum von den characteristischen schmalkernigen Epithelzellen umgeben und das Keimepithel ist genau wie bei Acanthias durch eine Basalmembran von dem unregelmässig gekernten Stroma geschieden. Die Höhe der Ureierfalte beträgt in diesem Stadium 0,12 mm., ihre Breite mitunter fast ebensoviel; in derselben Schnittfläche liegen zwischen 3—7 Ureier, umgeben von den Zellen des Keimepithels. Auch hier zeigt die verschiedene Grösse derselben und ihrer runden Kerne, dass sie direct durch Vergrösserung aus den Epithelzellen hervorgegangen sind.

Bei 2,7 ctm. Länge des Embryo's ist die Keimfalte im Mittel schon 0,18 mm. hoch; die Ureier sind zahlreicher, wie vorher; sie bilden im Anfang keine continuirliche Zone an der Genitalfalte, sondern entstehen streifenweise oder selbst ganz unregelmässig, hie und da, ja sogar mitunter an der medialen Fläche der Ureierfalte.

Bei dem von 3,1 ctm. Länge (weiblicher Embryo) ist die Falte (Taf. XIII. Fig. 10) schon 0,23mm. hoch und im Mittel 0,12mm. breit; ihr Epithel ist an der äussern Fläche, welche jetzt schon ganz ausschliesslich die Ureier trägt, bis zu 0,07 mm. dick, die Ureier und ihre Uebergangsstadien zu den schmalkernigen Epithelzellen sind sehr zahlreich, aber immer noch nicht in Ureiernestern vereinigt.

Der Embryo von 3,9 ctm. Länge aber (Taf. XIII. Fig. 18) zeigt schon solche Ureiernester. Die Genitalfalte misst dann in ihrer grössten Höhe (Taf. XIII. Fig. 18), schon 0,42 mm., ist also in dorsoventraler Richtung um mehr als das Doppelte gewachsen, während der Embryo (von 2,7 ctm. Länge an) noch nicht einmal um die Hälfte seiner früheren Länge zugenommen hat. Das Epithel selbst ist nirgends dicker geworden, aber die Höhe der Ureierzone, welche bei dem Embryo von 3,1 ctm. etwa 0,15 mm. betrug, misst hier schon 0,27 mm.; dem entsprechend ist auch die Zahl der in derselben Schnittebene liegenden Ureier schon erheblich grösser geworden. Auch haben sie schon in dem ventral gelegenen Theil der Ureierzone angefangen Ureiernester zu bilden, aber freilich noch in geringer Zahl, und ringsherum, vorn wie hinten, oben wie unten, ist die Region der Ureiernester umgeben von einer verschieden breiten Randzone, in welcher ausschliesslich primäre Ureier liegen. Ganz am Rande verlieren diese sich so zwischen den hie und da vergrösserten Epithelzellen

mit rundlichen, aber noch nicht deutlich gekörnten Kernen, dass eine so scharfe Abgrenzung der Ureierzone, wie sie nachher an der Keimfalte der Eierstockzone sich erkennen lässt, noch nicht zu bemerken ist. Die Ureierzellen haben dieselbe Grösse, wie im ersten Beginn ihres Auftretens.

Mit diesem Stadium tritt schon die geschlechtliche Veränderung ein; diese zu beschreiben ist Aufgabe des nächsten Capitels.

Wie man sieht, stehen die hier kurz geschilderten Verhältnisse im Wesentlichen mit denen bei Acanthias in Einklang. Auch hier entstehen zuerst in der kleinen Genitalfalte, einzelne isolirte Ureier durch Vergrösserung der Keimepithelzellen; sie häufen sich mehr und mehr zu einer die laterale Fläche der Genitalfalte einnehmenden Zone zusammen, die sich durch allseitiges Randwachsthum vergrössert; in ihrem ältesten ventral gelegenen Theile endlich entstehen Ureiernester aus den ältesten Ureiern; durch das beständige Randwachsthum vergrössern sich beide Abschnitte (centrale Ureiernestzone, marginale Ureierzone) recht erheblich.

Von andern Gattungen habe ich nur vereinzelte Beobachtungen, die aber in jeder Beziehung durch das hier in den 2 extremen Gattungen Acanthias und Mustelus festgestellte Schema der Ureierbildung zu erklären sind, sodass ich es für überflüssig halte, sie zu schildern. Ueber die Längsausdehnung der Genitalfalte bei geschlechtlich indifferenten Embryonen von Scyllium canicula und catulus geben die schematischen Bilder (Schema B und D) hinreichenden Aufschluss. Einige Bemerkungen über die Genitalfalte eines indifferenten Embryo's von Scymnus lichia werde ich im nächsten Capitel nachtragen, wo sie zum Verständniss gewisser eigenthümlicher Verhältnisse der Keimfalte dieser Art von Bedeutung sind.

§. 11. *Ausbildung und Wachsthum der Keimdrüsen in den Keimfalten.*

Als Keimfalte bezeichne ich die Ureierfalten von dem Augenblicke an, von welchem an ihnen selbst durch irgend eine Umbildung ihrer Elemente das Geschlecht zu erkennen ist, ohne weiter Rücksicht darauf zu nehmen, dass mit dieser Veränderung der ältesten Ureier nicht auch die Neubildung jüngerer aus dem noch vorhandenen Keimepithel unterbrochen wird. Diese Neuerzeugung primärer Ureier bleibt vielmehr sehr lange, ja wie es scheint sogar bis in das späteste Lebensalter hinein bestehen — wie aus den im ersten Abschnitt genau geschilderten Beobachtungen über die Vorkeimfalte am Hoden des erwachsenen Thieres ersichtlich ist.

Es ist indessen nicht immer leicht, die schon vorhandene geschlechtliche Differenzirung an der Keimfalte zu erkennen, da sie namentlich nur auf dem Gegensatz zwischen einer positiven und einer negativen Ver-

änderung beruht. Es bewahrt nämlich die weibliche Keimfalte lange Zeit — verschieden lange bei verschiedenen Arten — den Character der Ureierfalte mit Ureiernestern, ehe sich in ihr weibliche Eier zu bilden beginnen, während sich die männliche Keimfalte gleich von Anfang an dadurch scharf kennzeichnet, dass in ihr Spuren des angelegten Hodennetzes und in das Stroma eingesenkte Ureiernester — die ich dann als Vorkeimnester bezeichne — mehr oder minder deutlich und zahlreich zu erkennen sind. Mitunter ist es jedoch auch bei den Weibchen schon früher möglich, an der Vorkeimfalte selbst das Geschlecht zu erkennen; dann nemlich, wenn, wie bei Mustelus, nur die eine der Vorkeimfalten einen wirklichen Eierstock erzeugt.. In solchem Falle wächst die rudimentär bleibende Eierstocksfalte nur wenig weiter, sodass dann allein schon durch die Ausdehnung der Ureierzone der sich ausbildende rechte und der verkümmernde linke Eierstock erkannt werden können, wenn das Keimepithel selbst auch noch keine Spur von sich bildenden echten Eiern zeigt.

A. *Entstehung und Umbildung der weiblichen Keimfalte. I. Acanthias vulgaris.* Bei *Acanthias* tritt, wie oben schon erwähnt, die Differenzirung des Geschlechts ungefähr bei 6 ctm. Länge des Embryo's ein; die weibliche Keimfalte behält indessen von da an noch lange Zeit ihren ursprünglichen Character als Ureierfalte bei. Die Veränderungen in ihr sind in mancher Beziehung nur Wiederholungen der schon im vorhergehenden Paragraphen ausführlich geschilderten Verhältnisse: Wachsthum der Genitalfalte in der Höhe und Breite, Ausdehnung der Ureierzone durch Randwachsthum und Vermehrung der im Centrum derselben liegenden Ureiernestzone. Eine Umbildung dieser letzteren in echte, eine Eizelle einschliessende Follikel tritt, wie es scheint, bei Embryonen von zwischen 11 ctm. und 18 ctm. Länge ein; bei jenen sieht man im Keimepithel nur Ureiernester, bei diesen findet man die letzteren bereits vollständig in echte Follikel umgewandelt. Leider fehlten mir die Zwischenstadien von Acanthias vulgaris, sodass die erste Entstehung der Follikel nur bei Scymnus und Mustelus untersucht werden konnte.

Die Höhe der ganzen Keimfalte, welche bei dem 6 ctm. langen Embryo nur 0,3 mm. betrug, hat bei einem solchen von 8,5 ctm. schon die von 2 mm., bei einem Embryo von 19 ctm. Länge die Höhe von 2,5 mm. bei dem erwachsenen Embryo von 25 ctm. die von 4 mm. erreicht. Die Eierstocksfalte des letzteren ist immer noch seitlich comprimirt, aber an ihrer basalen Hälfte doch stark verdickt; dieser Verdickung sitzt die ventrale Hälfte wie ein scharfer Kamm auf. Sie ist im Allgemeinen oval, vorn stark abgerundet, hinten etwas zugespitzt und in das nun schon deutlich erkenndare Mesovarium übergehend. Auf dem Durchschnitt

(Taf. XIII, Fig. 24) hat sie eine Höhe von 4,0 mm., wovon etwa 2,8 mm. auf den basalen verdickten Theil, 1,2 mm. auf den dünnen Randsaum kommen. Es hat also, wie man sieht, fortwährend eine recht beträchtliche Zunahme der Oberfläche und der Masse der Keimfalte stattgefunden. Aber sie trifft nicht in gleichem Masse die eigentliche Ureiernestzone, welche vielmehr trotz ihrer immer noch stattfindenden Ausdehnung durch Randwachsthum sich factisch weniger stark vergrössert hat, als die Keimfalte selbst.

Es beruht dies darauf, dass sich im Stroma der Basis ein eigenthümlicher ringsum scharf abgesonderter Zellkörper (Taf. XIII. Fig. 24 a) zu entwickeln beginnt, wenn der Embryo etwa die Länge von 9—10ctm. erreicht hat, der auf dem Querschnitt oval oder rund ist und sich ziemlich gleichmässig nach allen Richtungen hin ausdehnt. Bis dahin hatte die Ureiernestzone eine Höhe, welche nur um weniges geringer war, als die der Keimfalte selbst. Durch das Auftreten und rasche allseitige Wachsen jenes basalen Zellkörpers — welcher in ganz gleicher Weise auch beim Männchen entsteht — aber wird diese nicht in gleichem Masse sich ausdehnende Ureiernestzone stark ventralwärts herabgezogen, sodass nun die früher nahe an der Insertionslinie liegenden jüngsten Ureier sehr weit von dieser abgerückt werden. Wandeln sich dann die Ureiernester in der gleich von andren Arten zu beschreibenden Weise in Eifollikel um, so bildet nun bei dem erwachsenen Embryo (von 25 ctm. Länge) die Eifollikelzone eine Fläche an der lateralen Seite der Keimfalte oder des Eierstockes (Taf. XIII. Fig. 24 ov.), welche mit ihrer dorsalen kleineren Hälfte auf dem angegebenen Zellkörper des Stroma's aufliegt, mit ihrer ventralen grösseren dagegen den vorhin erwähnten scharfen, nach hinten in das Mesovarium übergehenden Kamm bildet. Es liegt somit die Ovarialzone (ov), die durch Umwandlung der Ureiernestzone entstanden ist, als schmale, ovale und etwas chagrinirt aussehende Fläche auf der lateralen Seite der Genitalfalte; sie ist ringsum scharf umgränzt, indem über sie hinaus das Epithel platt geworden ist und indem ausschliesslich in ihrem unregelmässig cylindrischen Epithel die weitere Ausbildung von Ureiern vor sich geht. Mitunter ist sie auch, so namentlich an der dorsalen Kante, durch eine unbedeutende Falte von der übrigen Fläche der Keimfalte abgegrenzt. Bei dem postembryonalen Wachsthum verschwindet die basale Verdickung scheinbar wieder; es wächst nemlich allmählich der diese Auftreibung bewirkende Zellkörper so an der Ovarialzone gegen die ventrale Kante der Keimfalte zu, dass jene schliesslich bei jungen, aber doch schon fast erwachsenen Thieren wieder ganz an die laterale Seite der Keimfalte zu liegen kommt (Taf. IX. Fig. 4 ov.). Es fehlen mir leider

die Embryonen und jungen Thiere, welche über die Herkunft und allmähliche Umbildung dieses zelligen Körpers im Stroma der Keimfalte Aufschluss geben könnten; ich unterlasse es daher auch, genauere Angaben über die histologische Structur desselben bei den Embryonen von 18 bis 25 ctm. Länge zu machen. Es genügt hier hervorzuheben, dass er in keiner Weise mit dem Ovarialepithel in Beziehung gebracht werden kann; es ist ein immer solider und grosszelliger Körper, der ringsum von dem kleinzelligen übrigen Stroma abgesetzt ist und sich in das eigenthümliche, stark von grossen Lymphräumen durchzogene centrale Stroma des dicht vor der ersten Geschlechtsreife stehenden Eierstockes (Taf. IX. Fig. 4) umzuwandeln scheint.

Mit der — hier bei Acanthias vulgaris nicht verfolgten — Umbildung der Ureiernestzone in eine durch ihre Follikel sich auszeichnende Ovarialzone ist aber die Umbildung des Keimepithels, welches natürlich als sogenanntes Eierstocksepithel das Ovarium überall überzieht, nicht abgeschlossen. Es geht dies ohne Weiteres schon aus *Ludwig*'s Angaben über die Eibildung bei Rochen und Haien[1]) hervor; er hat gezeigt, dass in dem Epithel der Ovarialzone des erwachsenen Embryo's und jungen Thieres zwischen unveränderten cylindrischen Zellen auch grössere mit rundem Kerne, echte Ureier, liegen; er hat ferner bewiesen, dass diese gleichzeitig mit einer verschiedenen Menge der benachbarten unveränderten Epithelzellen allmälig in das Stroma des Eierstocks hineingezogen werden. *Ludwig* sah hierin mit Recht eine Bestätigung der Angaben *Waldeyer*'s über die Abstammung der Eier vom Keimepithel des Ovariums; und er zeigte, dass auch hier, wie bei allen Wirbellosen, deren Eier in Follikel eingeschlossen sind, die Follikelzellen sich von den Ovarialzellen nur ihrer Umbildung, nicht ihrer Entstehung nach unterscheiden. Diese Resultate *Ludwig*'s kann ich in jeder Beziehung bestätigen; zugleich vermag ich seinen Angaben einige neue Beobachtungen hinzuzufügen, welche nach verschiedenen Richtungen hin von Interesse sind.

Bei dem Embryo von 19ctm. Länge (Taf. XIII Fig. 21, 23) war kaum mehr eine Spur der früher vorhandenen Ureiernester zu sehen, ja es ist sogar möglich oder selbst wahrscheinlich, dass gewisse im Epithel liegende Zellgruppen, die ich für primäre Ureiernester anzusehen geneigt bin, wirklich nicht solche sind. Es beruht dies darauf, dass nach der Auflösung der zuerst angelegten Ureiernestzone in echte Follikel fortwährend eine Neubildung von Ureiern und von Follikeln erfolgt, also auch die von

---

1) *Ludwig*, Die Eibildung im Thierreich. a. d. Arbeiten des zoolog.-zootom. Instituts zu Würzburg. Bd. I.

Ureiernestern wohl möglich ist. In der Regel erfolgt indessen diese Neubildung in einer von der primären Entstehungsweise der Follikel ziemlich verschiedenen Art. Während anfangs die Ureierzone sich hauptsächlich am Rande durch Neubildung von Ureiern vergrössert, in ihrer Mitte aber fast ausschliesslich Ureiernester erzeugt, tritt uns auf Durchschnitten einer echten Ovarialzone ein recht sehr verschiedenes Bild entgegen. Statt der Ureiernester im Epithel liegen nun grosse und kleine Follikel tief im Stroma eingebettet; während früher die primären durch Vergrösserung der Keimepithelzellen direct entstandenen Ureier über und zwischen den Ureiernestern nur selten waren, liegen nun solche auf der ganzen Fläche der Ovarialzone mitten zwischen cylindrischen Epithelzellen, aus denen sie direct entstanden sind (Taf. XIII Fig. 21); ausserdem aber auch schon Zellen, welche die Grösse der Ureier überschritten und das Aussehen von Eizellen angenommen haben, trotzdem aber noch mitten im Keimepithel liegen (Taf. XIII Fig. 21 a). Diese sind dann durch die Follikel verschiedenster Grösse mit den ganz grossen, tief im Stroma liegenden, in Verbindung gesetzt; sodass oft ein und derselbe Schnitt die Umwandlung der einfach cylindrischen Zelle in eine von cylindrischem Follikelepithel umgebene Eizelle zu untersuchen gestattet.

Neben diesen leicht verständlichen Bildern erhält man jedoch nicht selten auch solche, die nicht so leicht zu erklären sind. *Ludwig* hat dieselben, wie es scheint, nicht beachtet, weil sie in der That nicht mit dem typischen Entwicklungsgang der eigentlichen Eizellen in Verbindung zu bringen, vielmehr als eigenthümliche Abweichungen vom normalen Vorgang zu betrachten sind. Trotzdem können sie die grösste Berücksichtigung beanspruchen. Neben den Zellgruppen nemlich, welche durch eine centrale grössere und zahlreiche kleinere, jene umgebende Zellen deutlich als Eifollikel gekennzeichnet sind (Taf. XIII Fig. 22 a), finden sich mitten zwischen den Follikeln, diesen selbst anhängend oder direct auch mit dem Keimepithel verbunden Zellgruppen der verschiedensten Gestalt, deren einzelne Zellen grösser sind, als die primären Ureier des Keimepithels. Sie haben (Taf. XIII Fig. 22 b) immer eine ziemlich constante Grösse von etwa 0,03mm. Durchmesser; sie liegen in sehr verschieden grossen Mengen beisammen, meistens dem Epithel dicht an, mitunter aber auch tief im Stroma, ja selbst in der Wand eines ein echtes Ei umschliessenden Follikels. Dass es keine umgewandelten Stromazellen sind, beweist ihre Verbindung mit dem Ovarialepithel (Taf. XIII Fig. 22 b) oder mit dem der Eifollikel; dass sie aber ebensowenig in Bildung begriffene Eifollikel sein können, geht daraus hervor, dass echte Follikel, deren centrale Eizelle dieselbe Grösse hat, wie die einzelnen Zellen dieser

Zellgruppen, längst schon umgeben sind von ziemlich zahlreichen schmalkernigen platten Follikelepithelzellen (Taf. XIII Fig. 21 a), In den erwähnten Zellgruppen finden sich nun zwar auch solche schmalkernige Zellen, aber doch nie in der typischen für den sich bildenden Follikel charakteristischen Anordnung. Sie müssen also auch eine andre Bedeutung haben.

Es liegen hier nun verschiedene Möglichkeiten vor. Man könnte sie einmal als abortirte Eifollikel ansehen, bei denen es zur Ausbildung eines solchen nicht gekommen wäre, weil der Gegensatz der Grösse, wie er zwischen echten Eizellen und den sie umgebenden Follikelzellen schon sehr früh eintritt, und nothwendig zu sein scheint, hier durch das gleichmässige Wachsthum aller Zellen verhindert wird. Es steht damit die hin und wieder zu machende Beobachtung in Einklang, dass nicht selten zwischen echten Follikeln ziemlich grosse Zellnester liegen, deren einzelne Zellen viel kleiner sind, als jene grossen der problematischen Zellgruppen; diese kleinzelligen Nester scheinen in der That durch directe Umbildung der letzteren entstanden zu sein. Sie lassen sich aber zweitens auch — wie ich hier vorgreifend bemerken muss — mit gewissen in jungen Hodenfalten vorkommenden Zellnestern vergleichen, welche sich ganz zweifellos an der Ausbildung der männlichen Vorkeime betheiligen. Auf diesen Vergleich komme ich natürlich weiter unten zurück. Angenommen nun, derselbe wäre richtig, so hätte man in solchen Zellgruppen nicht abortirte Eifollikel, sondern vielmehr in Bildung begriffene Hodenfollikel zu sehen; dass sie es nie zur Ausbildung echter Hodenampullen bringen, liegt wohl daran, dass für die Ausbildung solcher die Verbindung mit einem zweiten Hodentheil, dem aus den Segmentalgängen hervorgehenden Hodennetz, nöthig ist. Dies kann hier nicht, oder doch wenigstens nicht in ausgiebiger Weise eintreten; denn wenn auch mitunter, wie schon früher gezeigt wurde und nachher noch einmal erörtert werden wird, in der Eierstocksbasis Canäle und Cysten gefunden werden, welche nur durch Umbildung der Segmentalgänge oder Segmentaltrichter entstanden sein können: so wäre eine Ausbildung wirklicher Hodenampullen aus diesen so eigenthümlichen Zellgruppen doch nur dann möglich, wenn sie durch das gut entwickelte Hodennetz mit dem Vorderende der *Leydig*'schen Drüse in Verbindung gesetzt wären. Unter den Haien scheint allein bei Hexanchus diese Bedingung fast vollständig erfüllt zu sein, bei welchem ich (s. p. 98) ganz typisch gebaute Hoden und Hodennetze nachgewiesen habe; woran es liegt, dass es bei dem von mir untersuchten weiblichen Exemplar nicht zur Ausbildung von Zoospermen gekommen war, lässt sich einstweilen nicht entscheiden. Aber man sieht, dass dieser zweite Vergleich in gewisser Weise

die Erklärung einer Erscheinung anbahnt, die sonst unverständlich bliebe: des Auftretens nemlich von nicht zur vollen Entwickelung gekommenen Hodenampullen in der Basis des Eierstocks.

Es liegt endlich noch die dritte Möglichkeit vor: dass diese Zellgruppen nur Ureiernester sein, also durch weitere Umbildung zur Ausbildung von echten Eifollikeln dienen mögen. Auch für diese Annahme lassen sich manche Gründe anführen: ihre entschiedene Aehnlichkeit mit den früher bestandenen Ureiernestern; ihre Häufigkeit in früheren Stadien, ihr Abnehmen in späteren; endlich ihr nicht seltnes Vorkommen im Follikelepithel echter Eifollikel. Bedenkt man dann, dass zum Mindesten sehr wahrscheinlich ist, dass sich die primären Ureier — abgesehen von ihrer Vermehrung durch die Vergrösserung der Keimepithelzellen — auch durch Theilung vervielfältigen, und berücksichtigt man, dass auch bei Knochenfischen zweifellos neue Follikel aus dem Epithel schon angelegter, aber noch junger Eifollikel entstehen: so gewinnt auch diese dritte Möglichkeit an Wahrscheinlichkeit.

Die erste Alternative, in jenen Zellgruppen degenerirte Eifollikel zu sehen, hat am Wenigsten Wahrscheinlichkeit für sich; die beiden andern stehen sich so ziemlich gleich berechtigt gegenüber. Ich meinerseits glaube, dass sie beide gelten können, da sie sich nicht gegenseitig ausschliessen dass es schwer oder unmöglich ist, zwischen den Zellgruppen, welche potentia Hodenvorkeime sind, und den andern, durch deren Umbildung erst neue Eifollikel entstehen sollen, zu unterscheiden, darf bei der grossen Aehnlichkeit der Elemente und ihrer Gruppirung in diesen Stadien nicht überraschen.

Endlich habe ich in Bezug auf die Structur der jüngsten Ovarialfollikel zu bemerken, dass ihr Epithel Anfangs aus wenig zahlreichen platten und sehr schmalkernigen Zellen besteht (Taf. XIII Fig. 21, 22) und dass es erst allmälig durch Vermehrung (Theilung?) derselben in das von *Ludwig* beschriebene cylindrische Follikelepithel übergeht. Das schliesst natürlich nicht aus, dass nicht doch bei Raja — auf welche Gattung sich die meisten *Ludwig*'schen Schilderungen und Beobachtungen beziehen — gleich von Anfang an das Eifollikelepithel in Form eines Cylinderepithels auftrete. Wegen mangelnden Materials kann ich dies nicht entscheiden.

Die wesentliche, bei Acanthias vulgaris in Bezug auf die erste Entstehung der Follikel aus den Ureiernestern bestehende Lücke konnte auch nicht durch einen Embryo von *Acanthias Blainvillei* von 11$^{ctm.}$ Körperlänge ausgefüllt werden. Das Keimepithel der in der Mitte etwa 0,30$^{mm.}$ hohen Keimfalte war sehr dick (0,07$^{mm.}$); es wurde im mittleren Theile

fast ausschliesslich von Ureiernestern gebildet und seine innere dem Stroma aufliegende Fläche war nicht mehr so glatt, wie bei jüngeren Embryonen, sondern mehr oder minder stark buckelig in dasselbe vorgetrieben (Taf. XIII Fig. 29). Trotzdem so die beginnende Einsenkung der späteren Eifollikel angedeutet zu sein scheint, so ist doch von einer solchen noch nicht zu sprechen; denn alle Zellen der Ureiernester haben noch den früheren Character beibehalten und aus keiner derselben ist bereits ein wirkliches von Follikelzellen umschlossenes Ei durch Vergrösserung hervorgegangen. Es lässt sich wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit hieraus folgern, dass auch bei Acanthias vulgaris, welcher seiner Grösse nach mit Ac. Blainvillei übereinstimmt, die erste Entstehung von echten Eifollikeln aus den Ureiernestern heraus erst erfolgt, wenn der Embryo die Länge von $11^{ctm.}$ überschritten hat.

II. Scymnus lichia. Von dieser Art lagen mir zwar nur wenig zahlreiche Embryonen vor, dagegen in den grade für den hier untersuchten Punct vorzugsweise wichtigen Grössen. Der kleinste untersuchte Embryo war $5{,}4^{ctm.}$ lang. Seine Ureierfalte war schon $0{,}35^{mm.}$ hoch, fast oval im Querschnitt (Taf. XIII Fig. 27) und an seiner ventralen freien stumpf abgerundeten oder abgestutzten Kante breiter, als an der Basis. Das Epithel war auf der freien Kante am dicksten, reichlich $0{,}05^{mm.}$ dick; an der lateralen Fläche behielt es diese Dicke so ziemlich bei bis zum Grunde der zwischen Genitalfalte und Urnierengangwulst liegenden Furche, in welche die Segmentaltrichter ausmünden. Auf der entgegengesetzten Fläche griff das hohe cylindrische Epithel sehr verschieden weit über, fiel dann aber sehr rasch in ein sehr niedriges Epithel ab (Taf. XIII Fig. 27). Die dorsale Basalparthie des Keimepithels an der lateralen Fläche ist mehr oder minder stark gelappt; diese Epithellappen sind ganz unregelmässig und in der Nähe der in diesem Stadium noch überall offenen Trichter vorzugsweise entwickelt: sie sind mit einem Wort nichts weiter, als die sehr stark verlängerten und in einzelne Lappen getheilten Trichterränder. Es nimmt also auf dem Durchschnitt das sehr schmale Cylinderepithel eines solchen Trichterrandes fast die Hälfte der lateralen Fläche der Genitalfalte ein; in ihm entwickeln sich niemals Ureier und es behält beständig sein hohes Cylinderepithel bei, soweit die Trichter nicht verändert oder zurückgebildet werden.

Die noch übrige vom Cylinderepithel überzogene Fläche der Ureierfalte hat nun überall die Fähigkeit, Ureier zu erzeugen und sie treten vorzugsweise an der stumpf abgerundeten ventralen Kante auf (Taf. XIII Fig. 22). Obgleich in diesem Stadium nur erst Ureier, aber noch keine Ureiernester zu sehen sind, so liegen jene doch schon an einer bestimm-

ten Stelle stark angehäuft, nämlich grade an der ventralen Kante; nach beiden Seiten hin, also auf die laterale wie mediale Fläche hinauf, werden sie spärlicher und kleiner. Es deutet dies schon darauf hin, dass auch hier, wie bei Acanthias, die centrale Fläche der Ureierzone die älteste ist, und dass diese sich ebenfalls durch Randwachsthum allseitig vergrössert. Sehr abweichend, auch in den späteren Stadien, ist dagegen ihre Lage; sie nimmt hier die freie Kante ein und greift auf beide Flächen der Genitalfalte über, während bei den übrigen von mir untersuchten Plagiostomen es fast ausschliesslich die laterale Fläche ist, auf welcher die Ureierzone und später die Ovarialzone liegt; denn die mitunter auch bei Acanthias, Mustelus und Squatina an der medialen Fläche auftretenden Ureier kommen nie zur weiteren Ausbildung.

Bei dem Embryo von 9$^{ctm.}$ Länge hat sich die Gestalt des Durchschnittes der Keimfalte sehr verändert; sie ist nun dreiseitig und sehr gross geworden (Taf. XIII Fig. 26), während die Basis ihre frühere Breite beibehalten hat, oder eher noch schmäler geworden ist. Die laterale dem Urnierengangwulst zugewandte Fläche ist die längste, sie misst reichlich 0,6$^{mm.}$; die zweite nun ventral liegende der Basis gegenüberstehende Fläche etwa 0,4, und die mediale dem Mesenterium zugewandte ebensoviel. Die laterale Fläche ist gewöhnlich von der ventralen durch einen kleinen, mitunter beiderseits von einer feinen Furche begränzten Zipfel abgesetzt; dieser Zipfel hat schönes Cylinderepithel, während sonst die übrige Fläche schon ein Plattenepithel aufweist, abgesehen natürlich von jenen Stellen, wo die hohen Ränder der Segmentaltrichter sich befinden. Die ventrale Fläche ist ganz besetzt von sehr hohem Epithel, welches in seiner inneren Hälfte Ureier und Ureiernester aufweist; diese liegen zunächst der Kante zwischen ventraler und medialer Fläche (Taf. XIII Fig. 26 a), jene gehen auf der Mitte der ventralen Fläche über in die cylindrischen Epithelzellen mit den characteristischen schmalen Kernen. Die mediale Fläche endlich (Taf. XIII Fig. 26) ist zur Hälfte von Ureiernestern eingenommen, nur da, wo das Cylinderepithel derselben durch eine schon ziemlich tief einschneidende Furche abgesetzt ist von dem Plattenepithel des Basaltheiles, fehlen solche Ureiernester, statt deren sind hier aber primäre Ureier vorhanden. Vorderes wie hinteres Ende der Keimfalte sind hier gleichfalls nur durch Ureier bezeichnet. Damit ist aber der Beweis geliefert, dass auch hier, wie bei Acanthias und Mustelus die Vergrösserung der Ureiernestzone durch allseitiges Randwachsthum geschieht. Das Wachsthum derselben ist ein ziemlich beträchtliches. Im vorigen Stadium hatte die Ureierzone eine grösste Dicke von 0,05$^{mm.}$, jetzt hat die Ureiernestzone eine solche von 0,06; vorhin war die Breite der ersten

etwa 0,25$^{mm.}$, jetzt beträgt die der Ureiernestzone schon 0,4$^{mm.}$. Dem entsprechend findet sich denn auch eine viel grössere Zahl von Ureiern auf demselben Schnitt neben einander, als vorhin.

In diesem Stadium der Ureiernestzone verharrt die Keimfalte auffallend lange, obgleich sie nach allen Richtungen hin an Ausdehnung gewinnt. Bei einem 23$^{ctm.}$ langen Embryo erst zeigt sich die beginnende Umwandlung der Ureiernester in echte Eifollikel. Die Keimfalte hat nun folgende Dimensionen: ihre laterale Fläche ist 1$^{mm.}$, die ventrale und mediale 0,7$^{mm.}$ lang (Taf. XIII Fig. 28). Die beiden letzteren sind also fast verdoppelt worden. Es ist ferner eine Verschiedenheit in der Gestalt der einen Keimfalte eingetreten; die eine (Taf. XIII Fig. 28) ist dreieckig geblieben, die andere hat sich sehr in die Länge gestreckt (Taf. XIII Fig. 25). Bei jener nimmt nun die Ureiernestzone, die schon in Umwandlung begriffen ist, den grösseren Theil, bei dieser aber einen sehr kleinen Theil des Umfanges ein.

Noch stärker aber ist die Zunahme der Ureiernestzone gewesen, denn der vorhin erwähnte, die laterale und ventrale Fläche scheidende Zipfel hat gleichfalls jetzt Ovarialfollikel aufzuweisen, welche von der breiten, medial gelagerten Ovarialzone (Taf. XIII Fig. 28 a) durch eine lange Brücke von Cylinderepithel mit schönen Ureiern getrennt sind. Da diese letzteren zweifellos später in Ureiernester und Ovarialfollikel übergehen und auch in dem mittleren Theile der Keimfalte thatsächlich schon in Umwandlung begriffen sind, so kann man sie als zur Ovarialzone gehörig betrachten. Dann hat diese aber eine Breite von 1,2$^{mm.}$, während die des 9$^{ctm.}$ langen Embryo's eine solche von nur 0,4$^{mm.}$ hatte.

An diesem Object war die Umwandlung der Ureiernester in Ovarial-Follikel bequem zu untersuchen. Es ist vorhin schon erwähnt worden, dass hier, wie bei Acanthias, das Ureiernestepithel mit ziemlich glatter Fläche auf dem scharf abgesetzten Stroma ruht, von dem es sich leicht ohne die mindeste Verletzung abhebt: bei dünnen Schnitten geschieht dies sehr leicht. Bei dem Embryo von 23$^{ctm.}$ aber ist diese Fläche stark buckelig geworden, sodass auf dem Durchschnitt (Taf. XIII Fig. 28 a) die früher vorhandene ziemlich glatte Begränzungslinie nun in zahlreichen verschieden grossen Buchten nach innen in das Stroma hinein vorspringt. Dies rührt davon her, dass einige der Zellen in den Ureiernestern stark gewachsen sind, während sie vorher ganz gleichmässig gross waren; in diesen vergrösserten Zellen, die nun in das Stroma hinein vorspringen, liegen grosse Kerne mit einem eigenthümlichen scharfrandigen Kernkörperchen; die grössten derselben haben einen Durchmesser von 0,08$^{mm.}$ und sie sind durch alle Uebergänge mit den Ureiern, die noch in echten

Ureiernestern liegen, verbunden. Die so sehr vergrösserten Zellen muss man aber schon als Eier ansprechen, denn sie liegen jetzt schon zwischen kleineren Zellen, welche anfänglich in geringer Zahl und regellos angeordnet sind, die grössten Eier aber schon epithelartig umgeben; das so gebildete Follikelepithel, dessen Zellen aus jenen Ureiernestzellen entstanden sind, die eben vorher dem zum eigentlichen Ei werdenden Urei benachbart lagen, gränzt sich zunächst nach innen gegen das Stroma zu scharf ab, geht aber nach aussen hin entweder direct in die, noch im Keimepithel liegenden Ureiernester, oder in die benachbarten in Bildung begriffenen Eifollikel über. Ich gebe hiervon keine besondere Abbildung, da die Verhältnisse denen von Mustelus ganz analog sind, bei dieser letzten Gattung aber ein viel characteristischeres Stadium, als das hier geschilderte, zur Beobachtung kam. Die langgestreckte Keimfalte trägt die Ureiernestzone an der unteren Hälfte der lateralen Seite und an der ventralen Kante; sie ist etwa 0,35$^{mm.}$ breit und 1,4$^{mm.}$ lang. In der Ureiernestzone finden sich nur wenig in Bildung begriffene Eifollikel, ringsum ist sie begränzt von einer schmalen Zone primärer Ureier.

Zu erwähnen ist endlich noch, dass auch hier, wie bei Acanthias (s. oben) schon bei 9$^{ctm.}$ langen Embryonen den Ureiern in Grösse und Aussehen ganz ähnliche Zellen und Zellgruppen mitten im Stroma vorkommen; die grössten derselben messen etwa 0,1$^{mm.}$ im Durchmesser. Es lässt sich mit ziemlicher Bestimmtheit annehmen, dass dies zu frühzeitig in das Stroma eingewanderte Ureier oder Ureiernester aus dem Keimepithel sind. Da nun beim Männchen, wie nachher gezeigt werden wird, die Ureier thatsächlich sehr früh in dasselbe eindringen, und dabei dieselben Formen und Umwandlungen aufweisen, wie sie diesen verirrten Ureiern des Weibchens eigen sind, so lassen diese sich wohl als rudimentäre Hodenfollikel oder vielmehr als deren Vorkeime auffassen. Nicht selten auch finden sich solche Zellstränge an der Basis der Ovarialfalte, also da, wo beim Männchen der Centralcanal des Hodens entsteht; da sie vom Epithel der Trichter und Segmentalgänge, welche hier bei dem weiblichen Scymnus erst sehr spät zu verschwinden scheinen, mehr oder minder weit getrennt sind, so bleibt es unentschieden, ob sie von diesem abstammen, also einem rudimentären Hodennetze der weiblichen Keimfalte zu vergleichen sind. Denkt man indessen an den vorhin beschriebenen Zwitter bei Hexanchus, so wird es sehr wahrscheinlich, dass auch hier in der weiblichen Keimfalte die beiden typischen Theile des Hodens, die Ampullen und das Hodennetz in rudimentärer Form zwar, aber doch zu derselben Zeit angelegt werden, zu welcher beim Männchen der wirkliche Hode sich auszubilden beginnt.

III. Mustelus vulgaris. Die noch indifferente Keimfalte der Embryonen von reichlich 4,0$^{ctm.}$ Länge ist beiderseits ganz gleich lang und gleich gebildet; in ihrem Keimepithel finden sich zahlreiche Ureiernester umgeben von einem schmalen Saum primärer Ureier. Diese 0,22$^{mm.}$ bis 0,25$^{mm.}$ breite Ureiernestzone ist auf der linken und rechten Keimfalte dorsal gegen die Trichterfurche hin abgesetzt durch eine nicht sehr tiefe Furche, über welche sich das Ureierbildende Keimepithel hinüberwölbt. Weniger scharf ist die Ureiernestzone gegen die ventrale Kante zu abgesetzt.

In diesem Stadium verharrt nun beim Weibchen die Keimfalte lange Zeit, während die typische — später zu beschreibende — Veränderung der männlichen Keimfalte gleich beginnt. Ein weiblicher Embryo von 6,7$^{ctm.}$ hatte eine Ureiernesterzone von 0,42$^{mm.}$, der von 8,4$^{ctm.}$ eine solche von 0,5$^{mm.}$ Breite. Bei der ersteren schien das Epithel der inneren Keimfalte schon etwas dicker zu sein, als das der anderen und auch eine viel grössere Anzahl weit ausgebildeter Ureiernester enthalten; in dem von 8,4$^{ctm.}$ Länge (Taf. XIII Fig. 11) war dieser Unterschied schon recht scharf ausgesprochen, denn hier hatte die eine Ureiernestzone auch nicht einmal mehr eine Vergrösserung in der Breite erfahren, während die andere von 0,4$^{mm.}$ Breite auf 0,5$^{mm.}$ gewachsen war. Doch ist dieser Unterschied immer noch recht schwach. Nun bleibt aber die eine (linke) Keimfalte fast vollständig auf diesem Stadium stehen, während die andere fast die doppelte Breite der Ovarialzone erreicht hat, der Embryo selbst aber von 8,4$^{ctm.}$ nur auf 14—15$^{ctm.}$ Länge gewachsen ist.

Es hat jetzt nemlich die linke rudimentär bleibende Keimfalte (Taf. XIII Fig. 13) sich in der äusseren Gestalt zwar stark verändert, aber diese Veränderung ist nicht durch Umwandlung der Ureiernestzone in eine Ovarialzone bedingt, sondern durch rasches Wachsthum des Stroma's der Genitalfalte und zwar der basalen dorsalen Hälfte derselben. Der ursprünglich beim Embryo von 8,4$^{ctm.}$ Länge noch recht kleine, durch die vorhin erwähnte Furche scharf von der Ureiernestzone abgesetzte basale Theil hat sich nun schon so sehr nach allen Richtungen hin ausgedehnt, dass sie jener an Höhe und auch an Dicke gleichkommt; die beide Abschnitte trennende Furche (Taf. XIII Fig. 13 f) ist sehr viel tiefer geworden, so dass der Ureiernestabschnitt an jener basalen Verdickung nur durch eine dünne Brücke (Taf. XIII Fig. 13) anhängt. Die Breite der Ureiernestzone aber ist dieselbe geblieben, wie bei dem Embryo von 6,7$^{ctm.}$ Länge, nemlich 0,4$^{mm.}$; ihre Structur ist so gut, wie gar nicht, verändert worden, nur hin und wieder findet man in ihr einzelne grössere Zellen, welche sich durch gewisse, gleich zu beschreibende Charactere als in Bildung begriffene echte Eier zu erkennen geben. Sie sind indess ungemein selten

und sie erreichen nie die Grösse, wie sie den grössten Eiern in der linken Ovarialfalte desselben Individuums zukommt. Auch bei dem erwachsenen Mustelus hat diese rudimentäre Keimfalte keine weitere Umbildung erreicht; es sind höchstens einige Ureiernester in ihr Stroma eingewandert (wie ich solche genauer von Galeus canis beschrieben habe s. pag. 93). Dagegen ist das basale Stroma sehr stark und gleichzeitig mit dem epigonalen Organ gewachsen, sodass nun an der recht hohen Genitalfalte die eigentliche auf der andern Seite so stark entwickelte Ovarialzone als ein ganz feiner Saum der Länge nach aufsitzt.

Die linke Ureiernestzone hat sich aber, wie schon erwähnt, weit nach allen Richtungen hin, aber namentlich in die Breite ausgedehnt; gleichzeitig ist die Höhe der ganzen, vorn meist geknickten Genitalfalte von etwa 0,45mm. auf 1,20mm. gestiegen (Taf. XIII Fig. 12); das Keimepithel endlich ist sehr stark verdickt und durch ganz unregelmässige Vorsprünge bald hier, bald da tief in das gleichfalls recht dick gewordene Stroma eingesenkt. Solche Einsenkungen bezeichnen die Umwandlung der Ureiernestzone in eine Ovarialzone; jene ruht bei jüngeren Embryonen ausnahmslos mit ziemlich glatter hie und da schwach ausgebuchteter Fläche auf dem ebenso glatten Stroma auf, von diesem letzteren durch eine continuirliche und von Anfang an deutliche Basalmembran getrennt; ist aber diese Grenzschicht unregelmässig ausgezogen und tief eingedrückt durch die Ureiernester, so hat in diesen letzteren auch die Ausbildung echter Follikel, also auch die Umbildung in eine Ovarialzone bereits begonnen.

Diese sich tief in das Stroma einsenkenden Ovarialschläuche sind nun ohne Zweifel identisch mit den *Pflüger*'schen Schläuchen; ihre Entstehung aus den Ureiernestern werde ich gleich besprechen. Hier muss ich nur eine an ähnliche Erscheinungen oft geknüpfte und wohl mitunter, wie hier, nicht ganz zutreffende Ausdrucksweise rügen, da sie, an und für sich zwar bedeutungslos, doch leicht zu einer einseitigen Auffassung solcher Wachsthumsvorgänge führen könnte. Man pflegt jetzt ohne Weiteres immer von Einstülpung der *Pflüger*'schen Schläuche, der Drüsen, des Mundes etc. zu sprechen, blos weil man denjenigen Theil, den man nach willkürlicher Annahme als besonders oder ausschliesslich wachsend ansieht, in seinen Träger, das Stroma, tief eingesenkt findet. Das gleiche Bild müsste aber auch entstehen, wenn z. B. die hier beschriebenen Ureiernester gar nicht wüchsen, statt dessen aber das Stroma stark und ungleichmässig wucherte, denn dann müsste es offenbar mit den im Wachsthum voraneilenden Spitzen und Leisten zwischen das Epithel eindringen und die einzelnen Ureiernester in genau derselben Weise trennen, wie es geschehen würde, wenn umgekehrt diese allein in

das ganz passiv bleibende Stroma hineinwüchsen. Hier ist aber zweifellos beides der Fall. Die Ureiernester bohren sich bei ihrer Umwandlung in Ovarialfollikel in das Stroma ein, dieses letztere greift gleichzeitig nach aussen wachsend zwischen jene ein. Es geht dies einfach aus einem Vergleich der beiden (Taf. XIII Fig. 11 und 12 abgebildeten) Durchschnitte hervor: Dicke und Oberfläche des Stroma's sowohl, wie des Keimepithels haben erheblich zugenommen, ihre Berührungsfläche aber ist ganz unregelmässig geworden; es ist also auch anzunehmen, dass das Stroma ebensogut in den zwischen die Ovarialfollikel eingreifenden Spitzen weiter wächst, als umgekehrt, dass die Follikel bestrebt sind, sich in das ihnen entgegenwachsende Stroma einzusenken. Trotzdem scheint es mir zweckmässig, hier von Einsenkung oder Einstülpung der Eifollikelschläuche zu sprechen; nur darf man dabei nicht vergessen, dass sie sich in das Stroma nicht einbohren, wie die Kugel in das weiche Fleisch des Verwundeten.

Die Umwandlung der Ureiernester in echte Ovarialfollikel liess sich nun leider an den mir zur Verfügung stehenden Embryonen nicht ganz befriedigend aufklären, da ihr Erhärtungszustand einiges zu wünschen übrig liess; in Bezug auf die wesentlichsten Punkte bin ich jedoch zu entscheidenden Resultaten gekommen.

In dem (Taf. XIII Fig. 12 abgebildeten) Durchschnitt der rechten Eierstocksfalte sieht man 4 grössere und daneben noch einige kleinere stumpfe Fortsätze vom stark verdickten Keimepithel aus in das Stroma eindringen; die äussere Fläche des letzteren ist noch ziemlich glatt, nur hie und da etwas buckelig vorgetrieben. Ringsum ist diese Ovarialzone begränzt von einer schmalen Zone primärer, direct durch Vergrösserung cylindrischer Keimepithelzellen entstandener Ureier; in der hierdurch umrahmten Fläche liegen äusserlich theils primäre Ureier, theils auch cylindrische Epithelzellen (Taf. XIII Fig. 30 a) ganz unregelmässig vertheilt. Darauf folgt eine bald mehr, bald minder dicke Zone von Ureiernestern, welche continuirlich in die dem Stroma zunächst angränzende Eifollikelschicht (Taf. XIII Fig. 30 d) übergeht. Diese letztere bildet jene oben erwähnten, verschieden tief in das Stroma eingesenkten Fortsätze. Aber es liegt in einem solchen nicht etwa, wie man erwarten könnte, nur ein Follikel, sondern je nach der Grösse selbst 3 oder 4. Die grössten der schon von einem, namentlich gegen das Stroma hin recht scharf abgesetzten Follikelepithel umgebenen Eizellen haben einen Durchmesser von 0,14^{mm}.; ihr Keimbläschen einen solchen von 0,06^{mm}.. In dem letzteren findet sich ausnahmslos ein eigenthümlicher, scharf contourirter Keimfleck, der dann regelmässig auftritt, wenn ein Urei sich durch seine beginnende

Vergrösserung vor den übrigen Ureiern auszuzeichnen anfängt. Uebergangsstufen zwischen diesen letzteren, welche durchschnittlich und höchstens 0,10mm. gross sind, und den grösseren Eiern von 0,2mm. Durchmesser, welche gewöhnlich am tiefsten in das Stroma eingesenkt sind, finden sich theils in den erwähnten, dicken, wurzelartigen Fortsätzen des Keimepithels, theils in diesem letzteren selbst; gleichzeitig aber findet man neben ihnen und vorzugsweise nach aussen sie bedeckend eine sehr verschieden dicke Schicht von noch unveränderten Ureiernestern.

Bei dem Embryo von 24ctm. Länge endlich (Taf. XIII Fig. 14) hat die Ovarialfalte bereits eine Dicke von 0,35mm. erreicht; die vorher bestandene Ureiernestzone hat sich gänzlich in Follikel aufgelöst, die nun schon fast alle von einander durch das sie umwuchernde Stroma umfasst sind. An der Aussenfläche des Eierstocks aber findet sich nur ein dünnes Keimepithel, dessen Zellen bald plattgedrückt (endothelartig), bald echte Cylinderzellen sind; Ureier in allen Bildungsstadien liegen in demselben und gleichzeitig daneben Follikel, die in der von *Ludwig* beschriebenen Weise in Einsenkung in das, immer mehr sich ausdehnende Stroma begriffen sind.

Die noch von einzelnen Entwicklungsstadien andrer Gattungen (Scyllium, Torpedo) vorliegenden Beobachtungen brauche ich hier nicht besonders zu beschreiben, da sie sich alle ganz ungezwungen in das, durch die eben ausführlich dargelegten Entwicklungsvorgänge festgestellte Schema der Eierstocksentwickelung einreihen. Dies Schema lässt sich in folgender Weise kurz beschreiben.

Die weibliche Genitalfalte verharrt länger, als die männliche in dem indifferenten Stadium. Zuerst tritt eine starke Vermehrung der Ureier ein, die zur Ausbildung von Ureiernestern führt; hat der Embryo etwa die Länge von 11—14ctm. erreicht, so wird die bis dahin ebene Gränzfläche zwischen Keimepithel und Stroma ungleich, zuerst buckelig, nachher zieht sie sich in kolbige Fortsätze aus, zwischen welche das ihnen ebenso entgegenwuchernde Stroma eingreift. Da in diesen kolbigen Fortsätzen mehrere Ureier entstehen, welche ursprünglich ganz regellos von den übrig gebliebenen Ureiernestzellen umgeben sind, so kann man sie gradezu als *Pflüger*'sche Schläuche bezeichnen, obgleich sie nicht, wie diese, zu proliferiren scheinen, und obgleich in ihnen gleich von Anfang an der Gegensatz zwischen der typischen Eizelle und dem sie umgebenden Follikelepithel bezeichnet ist. Allmälig lösen sich die in den Kolben liegenden Follikel von einander ab und werden vom stark faserig werdenden Stroma umwuchert (mitunter, so bei Rochen, bleiben sie beständig mit dem Keimepithel

in Verbindung); es löst sich die ganze Ureiernestzone in solcher Weise auf und schliesslich liegen dann beim erwachsenen Embryo verschieden grosse, gut ausgebildete Follikel bald gänzlich abgeschlossen im Stroma, bald stehen sie noch durch einen mehr oder minder starken Zellstrang mit dem Ovarialepithel in Verbindung. Dieses letztere aber verliert die Fähigkeit der Ausbildung echter Eier damit nicht; nur ist diese wesentlich abweichend. Die einzelne Cylinderzelle desselben vergrössert sich, ihr Kern wird rund, die benachbarten Epithelzellen legen sich um sie herum und nun rückt der grösstentheils noch im Epithel liegende ganz kleine Follikel allmälig in das Stroma hinein; dabei bleibt er mit dem Epithel in Verbindung und hängt nun an einem durch diese Einstülpung entstandenen, aus cylindrischen oder polyedrischen Zellen gebildeten, sehr verschieden breiten und langen Stiel in das Stroma hinein.

Wie man sieht, wird hierdurch der durch *Ludwig* zuerst festgestellte Entwicklungsgang der Eifollikel bei Plagiostomen nicht unwesentlich modificirt. Nach *Ludwig*'s Darstellung, deren Einzelheiten ich durchaus bestätigen muss, konnte es scheinen, als sei immer das erste Stadium eines sich bildenden Follikels bezeichnet durch eine Einsenkung einer einzigen, von einigen wenigen Epithelzellen umgebenen Eizelle. In der That aber ist dieser Vorgang erst ein secundärer; ursprünglich bilden sich durch beständige Vermehrung der primären Ureier Ureiernester, welche dann in Form von sehr unregelmässig gestalteten *Pflüger*'schen Schläuchen in das Stroma einwuchern; jene von *Ludwig* festgestellte Einsenkung ganz kleiner und isolirter Follikel direct aus dem schmalen cylindrischen Ovarialepithel heraus tritt erst dann ein, wenn die gesammte dicke Ureiernestschicht sich in *Pflüger*'sche Schläuche umgewandelt und (im Stroma) in Eifollikel gesondert hat. Ein principieller Unterschied wird hierdurch natürlich nicht begründet; denn in beiden Fällen entstehen die Eier, wie die Follikelzellen aus demselben Keimepithel. Nichts desto weniger hielt ich es für zweckmässig, hier den Gegensatz zwischen den einfachen *Ludwig*'schen Follikeln und den hier gleichfalls und zwar anfänglich vorkommenden *Pflüger*'schen Schläuchen hervorzuheben, da man vielleicht hätte geneigt sein können, diese letzteren, die für die höheren Wirbelthiere ja so characteristisch zu sein scheinen, als eine Modification des einfacheren von *Ludwig* zuerst nachgewiesenen Entwicklungsvorganges anzusehen. Thatsächlich stellt sich nun dieser letztere grade umgekehrt als eine Vereinfachung des ursprünglicheren, etwas complicirteren Vorganges heraus.

Allerdings besteht zwischen den Wurzelfortsätzen des Keimepithels bei Plagiostomen und den *Pflüger*'schen Schläuchen des Eierstocks der Säugethiere, denen ich jene gleichgestellt habe, ein zweifacher wesent-

licher Unterschied; diese enthalten anfänglich keine echten Eizellen und sie haben zweitens die Fähigkeit zu proliferiren. Dieser Gegensatz ist indessen nur scheinbar. Ob die Umwandlung der Ureier in Eier früher oder später geschieht, ist gleichgültig; die gleichartigen Zellen der *Pflüger*schen Schläuche sind den Ureiernestern des Ovariums der Plagiostomen zu vergleichen. Diese letzteren aber vermehren sich gleichfalls; ja es scheint sogar, als ob hie und da selbst die, schon deutlich als Follikelepithel fungirende Zelllage doch in sich noch neue Ureier und damit wohl auch neue Follikel produciren könne. Ich finde nämlich in den schon eingestülpten und gänzlich abgeschlossenen Eifollikeln von Raja clavata (Taf. XIII Fig. 31) mitten zwischen den langen cylindrischen Zellen polyedrische oder runde von sehr verschieden grossem Durchmesser, deren rundlicher Kern durch die schon früher bezeichneten Eigenschaften der Ureierkerne ausgezeichnet ist. Es mangelte mir leider das Material, diesen Punct weiter zu verfolgen, so dass ich noch nicht mit Entschiedenheit dafür eintreten kann, dass die Bedeutung dieser sehr häufigen grossen Zellen im Eifollikelepithel wirklich die hier bezeichnete sei.

Schliesslich habe ich dem Voranstehenden noch ein paar kurze Bemerkungen über die Umwandlung der Ureier beim Auftreten der Ureiernester anzufügen.

Es leidet keinen Zweifel, dass die primären Ureier von Anfang an durch Vergrösserung der ursprünglichen Keimepithelzellen entstehen, diese letzteren aber sich an der Peripherie der Ureierzone und namentlich stark an der ventralen Kante der Ureierfalte vermehren. Die so entstandenen primären Ureier, welche in beiden Geschlechtern, Structur und Herkommen nach, vollkommen gleich sind, scheinen sich auch ihrerseits theilen zu können, obgleich sie dies wohl selten genug (oder vielleicht nie) in der bisher als typisch angenommenen Weise durch vorherige Kerntheilung thun. Thatsache ist jedoch, dass sie sich vermehren, und schliesslich in der Ureiernestzone in mehr oder minder scharf von einander unterschiedenen Gruppen (Taf. XIII Fig. 8, 17, 26—29; Taf. XIV Fig. 24, 26) ansammeln, welche ich als Ureiernester bezeichnet habe. Gleich bei Beginn der Ausbildung dieser letzteren bemerkt man unter den Ureiern mit den gewöhnlichen runden grossen Kernen, welche sich nur schwach in Haematoxylin färben, hier und da in isolirten Gruppen bei einanderliegende Zellen, deren Kerne viel kleiner sind, als jene ersten, sich recht stark in Haematoxylin färben und aus kleinen oft regelmässig radiär auf ein Centrum zustrebenden Körnchen zu bestehen scheinen (Taf. XIII Fig. 29 x). Sie erinnern auf's Lebhafteste an die von *Bütschli, Auerbach* und *Flem-*

ming publicirten Abbildungen von den in Umbildung und Theilung begriffenen Eiern der Nematoden, so dass ich glaube annehmen zu dürfen, dass die später wieder runden körnigen Kerne der Ureiernestzellen entstanden sind in ähnlicher Weise, wie solche nach den citirten Untersuchern bei der Furchung des Nematodeneies wohl zweifellos eintritt. Es theilen sich somit die primären Ureier auf eine, allerdings von dem bisher angenommenen Vorgang sehr abweichende Weise, und ich glaube desswegen die in den Ureiernestern noch vor deren Umbildung in Eifollikel liegenden Ureierzellen als secundäre Ureier bezeichnen zu müssen. So interessant es nun auch gewesen wäre, hier durch genauere Beobachtung einen ähnlichen Theilungsvorgang festzustellen, wie er bisher fast nur für in Furchung begriffene Eier angenommen wurde, so konnte ich doch leider an diesen Objecten nicht zum Ziele gelangen: die grosse Menge der dicht an einandergränzenden Elemente, sowie deren Kleinheit macht dies sehr schwer. Ich unterliess es auch namentlich desswegen, weil Dr. *Spengel* in dem sich bildenden Urogenitalsystem der Amphibien ein sehr viel günstigeres Material zu solchen Untersuchungen gefunden hat. Nach seinen mündlich mitgetheilten Beobachtungen, — die indess noch nicht abgeschlossen sind — finden sich solche Theilungsvorgänge nicht blos in der Keimdrüse der Larve, sondern auch in ihrem Fettkörper, ja sogar in der Niere und im Muskelgewebe. Es gewinnt somit den Anschein, als seien Neubildungen von Kernen bei sich theilenden Zellen kein besonderes Kennzeichen der sich theilenden Eizelle, vielmehr wohl allgemein characteristisch für die verschiedensten, in lebhafter Vermehrung begriffenen Gewebszellen.

B. Entstehung und Ausbildung der männlichen Keimdrüsen. Die männliche Keimdrüse der Plagiostomen entsteht durch die Verwachsung zweier verschiedener Theile des indifferenten Embryo's. Einerseits findet eine dem Vorgang beim Weibchen analoge Veränderung und Einwanderung der Zellen des Keimepithels in das Stroma der Hodenfalte statt; andrerseits bildet sich durch Verwachsung und Auswachsen der Segmentalgänge in die Basis und nachher bis in die Spitze der embryonalen Keimfalte hinein das Hodennetz aus, welches nur als fortleitendes Canalsystem für die, in den eigentlichen männlichen Keimdrüsen, den Ampullen, gebildeten Samenkörperchen dient, niemals aber selbst zum samenbereitenden Organ wird. Da indessen die Segmentalgänge und die ganze Urniere (mit Ausnahme des primären Urnierenganges) aus demselben Epithel, nemlich dem ursprünglichen, die Mittelplatte bedeckenden Keimepithel hervorgehen: so ist morphologisch kein principieller Unterschied zu statuiren zwischen dem, aus der Urniere herstammenden Rete vasculosum Halleri und den direct aus dem Keimepithel kommenden Ampullen.

Während beim Weibchen ausnahmslos die echten Eier direct aus den Ureiernestern oder dem Keimepithel hervorgehen, indem eine central gelegene Zelle in ihrem Wachsthum den sie umgebenden und sich stark vermehrenden voraneilt: tritt zwischen das Stadium der Ureierzone und das der ersten Ausbildung einfachster Hodenampullen noch ein Zwischenstadium ein. Es wachsen nemlich die im Keimepithel liegenden Ureier selbst oder auch nur ganz gleichartige Keimepithelzellen in das Stroma ein und erzeugen hier durch stete Vermehrung und verschiedenartiges Wachsthum sehr eigenthümliche Zellenketten, -schläuche oder -nester, durch deren weitere Umbildung erst die eigentlichen Hodenfollikel entstehen. Die Elemente dieser Zellenketten etc. sind denen der Ureiernester im Keimepithel der Ovarien in jeder Beziehung ähnlich, man könnte sie also auch als männliche Ureier bezeichnen. Da indessen sowohl die Zeit ihres Auftretens und die Art ihrer weiteren Umbildung sehr wesentlich abweicht von denjenigen der weiblichen Ureier, und dieser Name wohl am Besten nur auf das indifferente Stadium und auf die Ureier im Keimepithel des späteren Stadiums beschränkt bleibt, so werde ich diese Zellengruppen als männliche *Vorkeimketten*, *-schläuche* oder *-nester* bezeichnen. Die Genitalfalte selbst wird von dem Augenblick an, wo durch Einwanderung der Ureier echte Vorkeimketten gebildet werden, am Besten wohl *Vorkeimfalte* genannt werden; sie bleibt, wie im ersten Abschnitt nachgewiesen wurde, zeitlebens am Hoden als *äussere* oder *innere Vorkeimfalte* bestehen. In ihr liegt der Speicher, von welchem aus der Ersatz für die zu Verlust gegangenen und in der oben (pag. 110) beschriebenen Weise degenerirten echten Hodenampullen erfolgt.

Es ist zweckmässig, die Entwicklung der beiden, durch ihre Verwachsung erst den eigentlichen Hoden bildenden Theile bei den verschiedenen Arten gesondert zu untersuchen.

B I. Die Entstehung und Umbildung der Vorkeimfalte bei Acanthias. Die erste Umbildung der Keimfalte der, durch den einfachen Urnierengang als Männchen deutlich bezeichneten Embryonen stimmt mit derjenigen bei den Weibchen vollständig überein. Zuerst bilden sich primäre Ureier durch einfache Vergrösserung der Keimepithelzellen an der lateralen Fläche der Keimfalte. Bei $4{,}0^{\text{ctm.}}$ langen Embryonen beginnt schon die Ausbildung von Ureiernestern, welche genau in derselben Weise zu geschehen scheint, wie bei den Weibchen; es finden sich dann nemlich die gleichen sternförmigen körnigen Kerne in den Ureiern, welche ich weiter oben genauer in ihren Beziehungen zu den sich theilenden primären Ureiern besprochen habe. Dies Stadium der Ureiernester, welches bei den Weibchen bekanntlich ziemlich lange anhält, geht hier vergleichs-

weise rasch vorüber; denn bei Embryonen von 6ctm. Länge (Taf. XIV Fig. 1—3, Fig. 26) scheint schon die Einwanderung der Ureier in das Stroma hinein zu beginnen. Ein 11 ctm. langer männlicher Embryo von Acanthias Blainvillei zeigte keine Spur von Ureiernestern mehr, statt dessen aber im Stroma die gleich zu beschreibenden Vorkeimschläuche und im Keimepithel ziemlich zahlreiche primäre Ureier.

Während die hier besprochene Umbildung im Keimepithel vor sich geht, tritt eine viel auffälligere Veränderung der mit ihren Trichtern an der Basis der Keimfalte in der sogenannten Trichterfurche ausmündenden Segmentalgänge ein. Während die Trichter im ganzen hinteren Bereich der Leibeshöhle mit den umgebenden Theilen gleichmässig wachsen, ohne sich weiter sonderlich umzuformen, und höchstens ihre Richtung mehr oder minder stark verändern: werden sie im vordersten Theil der Genitalfalte zuerst immer kleiner und schliessen sich schon bei 4—5 ctm. langen Embryonen vollständig gegen die Leibeshöhle hin ab (Taf. XV Fig. 16 Taf. XIV Fig. 3). Dadurch wird der Trichtergrund zu einer mehr oder minder grossen, mit dem Segmentalgang in Verbindung bleibenden länglichen Blase, welche wegen ihrer mehr und mehr sich sagittal wendenden Richtung auf Querschnitten (Taf. XV Fig. 16 str.) als durchschnittener Canal erscheint. Diese so entstandene Trichterblase liegt immer an der Basis der Genitalfalte, und es giebt deren bei Acanthias eine grössere Anzahl hintereinander.

In dem frühesten Stadium finden sich, wie früher angegeben (pag. 157), ungefähr 34 Trichter in der Leibeshöhle; von diesen gehen die 27 hintersten in die persistirenden Segmentaltrichter über, von denen 4 beim erwachsenen Thiere auf dem Mesorchium stehen. Die übrigen 7 schliessen sich vollständig ab zu den erwähnten länglichen und später mannigfach auswachsenden varicösen Trichterblasen; von diesen sind es wiederum 3—4, welche untereinander in der Längsrichtung verwachsen und dadurch den in der Basis der Hodenfalte verlaufenden Centralcanal des Hodens bilden. Ehe aber diese Verwachsung zu einem mehr oder minder geschlängelten Centralcanal vollständig wird, hat sich einmal das Lumen der Trichterblasen fast vollständig geschlossen und ausserdem von ihnen aus durch Verwachsung und Knospung die erste Anlage des rete vasculosum Halleri gebildet (Taf. XIV Fig. 1, 2 c.). Es erstreckt sich nemlich mehr oder minder weit in die Genitalfalte hinein ein unregelmässiges, von kleinen Zellen begränztes Canalnetz, welches zweifellos mit dem, noch nicht ganz vollständigen Centralcanal des Hodens (Taf. XIV Fig. 2 c) in Verbindung steht. Von diesem letzteren aus gehen in regelmässigen Abständen die Segmentalgänge (Taf. XIV Fig. 2 sg.) gegen die Niere hin; da sie meist

stark geneigt oder selbst geschlängelt (bei 6^ctm. langen Embryonen) gegen die Niere zu verlaufen, wo sie sich an die primären *Malpighi*'schen Körperchen und deren Bildungsblasen ansetzen, so kann ein verticaler Querschnitt auch nie einen solchen nun zum vas efferens gewordenen Segmentalgang seiner ganzen Länge nach treffen. Gegen die Trichterfurche zu aber steht, namentlich am hinteren Theile der Genitalfalte, der Centralcanal häufig noch durch einen kurzen Zellstrang mit dem Keimepithel der Trichterfurche in Verbindung; mitunter findet sich hier sogar noch eine kleine Höhlung, Rest des ursprünglich hier vorhandenen weiten Trichters (Taf. XIV Fig. 3 c). In diesem Stadium zeigt die Hodenfalte auch schon recht verschiedene Dimensionen ihres vorderen und hinteren Abschnittes; vorn ist sie etwa 0,43^mm. hoch und 0,21^mm. breit mit sehr stark entwickelter, selbst oft auf die mediale Fläche (Taf. XIV Fig. 1, 2, Fig. 26) übergreifender Ureiernestzone; am Hinterende dagegen etwa 0,46^mm. hoch, aber nur 0,13^mm. breit mit sehr viel geringer entwickelter Ureierzone. Die äussersten Ausläufer des in Bildung begriffenen Hodennetzes gehen bis über die Mitte der Hodenfalte hinunter. Es hat, wie schon erwähnt, die Einwanderung der Ureier eben erst (bei 6^ctm. langen Embryonen) begonnen; von Ausbildung der später zu beschreibenden primitiven Ampullen oder der Vorkeimschläuche ist in diesem Stadium noch keine Rede, ebensowenig hat schon eine Verbindung der ersten Canäle des Rete vasculosum mit den zuerst eingewanderten Ureiern stattgefunden.

An der Ausbildung der Hodenfalte nehmen, wie man sieht, verschiedene Abschnitte der Uranlage in characteristischer Weise theil. Abgesehen von den einwandernden und sich zu den Vorkeimschläuchen zunächst umbildenden Ureiern ist es vor Allem die charakteristische Umbildung von 4—6 der vordersten Segmentalgänge oder -Trichter zu dem basalen Hodennetz, welche dem Hoden seinen Typus verleiht. Da nemlich die Segmentalgänge ursprünglich, und somit im Anfang auch die von jedem einzelnen entspringenden Segmentalblasen und Blindsäcke in der Hodenbasis gänzlich von einander getrennt sind und nur secundär durch den mit ihnen verwachsenen Urnierengang (resp. *Leydig*'schen Gang) in Verbindung stehen: so ist ein wichtiger Theil des Hodens, nemlich die primäre Anlage des Hodennetzes, ursprünglich scharf gegliedert. Angenommen, es bildete sich kein zusammenhängender Centralcanal oder Rete vasculosum aus und es wären auch die Stellen, an welchen das Keimepithel zunächst Ureier, dann Ureiernester, endlich Vorkeimketten bildete, gleichfalls segmentweise unterbrochen, so würde man, wenn keine spätere Verwachsung zwischen den isolirt angelegten Theilen vorkäme, auch den ausgebildeten Hoden in allen seinen Theilen als ein streng seg-

mental gegliedertes Organ anzusehen haben. Ursprünglich ist diese Gliederung nun entschieden vorhanden; aber sie verliert sich durch Verwachsung der anfänglich gänzlich getrennten Abschnitte so vollständig, dass der Hode ein einfaches ungegliedertes Organ darzustellen scheint. Bei Amphibien treten indessen, wie bekannt, wirklich gegliederte Hoden auf; und bei den Haien zeigt der rudimentäre Hode von Hexanchus (s. pag. 98 Taf. VIII Fig. 1) eine so deutliche Segmentirung, dass hierin eine Bestätigung für die hier entwickelungsgeschichtlich begründete Deutung zu sehen ist: es sei der scheinbar compacte Hode ein, durch Verwachsung ursprünglich segmentaler, isolirter Hodenabschnitte (oder ganzer Hoden) entstandenes Organ. Die Bedeutung dieses allgemeinen, hier nur für die Plagiostomen gewonnenen Resultats wird erst im dritten Abschnitt recht gewürdigt werden können.

Die weitere Umbildung der jetzt vollständig angelegten Vorkeimfalte besteht, (abgesehen von ihren Veränderungen in Grösse und Gestalt) in der Einwanderung der Ureiernester in das Stroma und deren Verbindung mit dem Hodennetz. Wie diese erste Einwanderung bei Acanthias vor sich geht, habe ich leider nicht feststellen können; sie erfolgt zweifellos bei Embryonen zwischen 7 und $15^{ctm.}$ Länge; denn bei solchen von $15{,}5^{ctm.}$ finden sich bereits Vorkeimschläuche in der Vorkeimfalte und statt der früher vorhanden gewesenen Ureiernester (Taf. XIV Fig. 26) im Keimepithel nur noch isolirte, oder höchstens zu 2—3 vereinigte, primäre, direct durch Vergrösserung der cylindrischen Keimzellen entstandene Ureier. Zum Glück aber ist mit dieser ersten Einwanderung und Umwandlung der Ureiernestzone in, von Stromazellen umschlossene Vorkeimschläuche und Primitivampullen die Einwanderung von Zellen des Keimepithels in das Stroma der Keimfalte nicht abgeschlossen. Man kann vielmehr selbst noch an ganz erwachsenen Embryonen von $25^{ctm.}$ Länge (und bei andern Arten auch noch bei jungen schon geborenen Thieren) die Umbildung einzelner Keimepithelzellen in Vorkeime der Hodenampullen leicht verfolgen, und wenn die dabei eintretenden Vorgänge auch in Einzelheiten abweichen mögen von den bei der Umbildung der Ureiernestzone stattfindenden: so lässt sich doch erwarten, dass sie principiell ebenso sehr übereinstimmen werden, wie bei der Ausbildung des Eierstocks die primären und secundären Eifollikel in Bezug auf den Typus ihrer Bildungsweise übereinkommen.

Vor Untersuchung dieser späteren Einwanderungsstadien müssen noch die gröberen Wachsthumsverhältnisse der Vorkeimfalte geschildert werden.

Im ersten Beginn nimmt die Ureierzone fast die ganze Höhe und Dicke der Ureierfalte ein; diese besteht in der That ursprünglich fast nur aus

einer Verdickung des Keimepithels an der Basis des Mesenteriums. Erst später drängen sich die Stromazellen von der Mittelplatte her zwischen die zwei Epithellagen der ursprünglichen Keimfalte ein. Je älter nun der Embryo wird, um so stärker wird relativ das Wachsthum dieses Stroma's, um so geringer das des Keimepithels. Es geht dies aus folgenden, hier tabellarisch zusammengestellten Massen hervor, wobei ich wiederhole, dass die Höhe der dorsoventralen Ausdehung der Genitalfalte oder der Ureierzone entspricht; gemessen wurden immer nur die grössten beobachteten mittleren Höhen.

Länge des Embryo's.	Höhe der ganzen Genitalfalte.	Höhe der Ureierzone.
3,2ctm.	0,23ctm.	0,12ctm.
6,0ctm.	0,50ctm.	0,30ctm.
17,0ctm.	1,50ctm.	0,45ctm.
25,0ctm.	2,50ctm.	0,65ctm.

Man ersieht aus dieser Tabelle, dass einmal das Wachsthum der Genitalfaltenhöhe etwas stärker ist, als das Gesammtwachsthum des Thieres, und dass zweitens die ganze Genitalfalte (in ihrer Höhe) bedeutend stärker wächst, als die an ihrer lateralen Seite befindliche Ureierzone. Es beruht dies auf der mehr und mehr zunehmenden Entwicklung des Stroma's, welches namentlich bei Embryonen von 15ctm. Länge eine sehr eigenthümliche und die Gestalt der Hodenfalte stark beeinflussende Umwandlung erfährt. Anfänglich ist nämlich das Stroma ganz gleichartig, seine kleinen schmalkernigen Zellen liegen ganz gleichmässig in einer ziemlich stark entwickelten Intercellularsubstanz zerstreut (Taf XIV Fig. 26), während in dem gleichen Stadium die Ureierzone noch weitaus die grössere Hälfte der ganzen Genitalfaltenhöhe einnimmt. Allmälig nimmt an der Basis der Keimfalte das Stroma zu, weniger stark aber die Ureierzone, sodass diese mehr und mehr nach unten gedrängt zu werden scheint, während sie doch in der That ihren Ort gar nicht verlassen hat. Bei Embryonen von 17ctm. Länge etwa beginnt das Stroma sich in 2 Theile zu sondern; das der ventralen Hälfte bleibt unverändert, in der dorsalen Basis aber gliedert es sich in 2 Abschnitte: eine äussere schmale Lage behält ihre typische Structur bei, ein central gelegener Zellstrang ballt sich zusammen, gränzt sich scharf gegen das umgebende äussere Stroma ab und stellt sich in der Genitalfaltenbasis so, dass die an ihm dicht vorbeistreichenden Canäle des nun schon vollständig angelegten Hodennetzes und der Centralcanal des Hodens lateralwärts von ihm zu liegen kommen. Bei 17ctm. langen Embryonen ist dieser basale Zellkörper (Taf. XIV Fig. 6 str.) schon völlig scharf begränzt und vorn, sowie hinten ziemlich gleich dick. Bei dem von 25ctm. Länge hat er vorne (Taf. XIV Fig. 4) sehr stark zugenommen

und hier noch einen zweiten ähnlichen Strang entwickelt, welcher so liegt, dass das Hodennetz und der Centralcanal (Taf. XIV Fig. 4 c) von beiden zwischen sich genommen wird; hinten dagegen bleibt er einfach, auch viel dünner (Taf. XIV Fig. 5 str.) und er hört hier eher auf, als die in der Vorkeimfalte liegenden Vorkeimketten oder -Schläuche (Taf. XIV Fig. 5 a). Die Zellen dieser basalen Zellkörper in der Hodenfalte bei Acanthias (welche dem weiblichen und dem männlichen Geschlechte ganz gleichmässig zukommen) sind grösser, als die des übrigen Stroma's, sehr gross, glashell, mit ovalem grossem Kern; bei erwachsenen Thieren ist kaum eine Spur desselben zu erkennen, in Folge seiner starken Verwachsung mit dem mehr und mehr sich ausbildenden Hodennetz und den (s. p. 110) sich immer mehr anhäufenden zurückgebildeten Hodenampullen. Bei dem erwachsenen Embryo bildet (Taf. XIV Fig. 4—5) somit die Basis des Hodens einen stark aufgetriebenen, fast ausschliesslich von dem basalen Zellkörper gebildeten Wulst, auf welchem die schmal gebliebene ventrale Hälfte als scharfer Kamm aufsitzt. Dieser letztere ist die eigentliche Vorkeimfalte, welche nun als sogenannte äussere Vorkeimfalte solange auf der Hodenfalte sitzen bleibt, bis nicht durch immer zunehmendes Wachsthum des Stroma's, Ausbildung und Rückbildung von Hodenampullen und gegenseitige Durchdringung und Umwachsung dieser 3 Theile die ursprünglich ausnahmslos äussere, bei den geschlechtsreifen oder ganz alten Thieren zu einer mehr oder minder inneren Vorkeimfalte wird (vergl. Abschnitt I § 4. C.). In diesser äusseren Vorkeimfalte des erwachsenen Embryo's, sowie der jungen Thiere, ja selbst noch in der inneren der erwachsenen Individuen lassen sich bei Acanthias äusserst bequem die, für die Ausbildung der Hodenampullen characteristischen Vorgänge untersuchen. In der That liefert Acanthias in dieser Beziehung ein günstigeres Resultat, als irgend eine andere bisher von mir untersuchte Gattung und es fragt sich sehr, ob ich ohne die reiche Ausbeute an Acanthias-Embryonen in Helgoland in den Jahren 1873 und 1874 an anderen Formen zu einem so entscheidenden Resultate gekommen sein würde.

Die Entstehung der ersten Schicht von Vorkeimketten oder Primitivampullen in der Vorkeimfalte aus dem Ureiernestepithel habe ich, wie gesagt, nicht direct beobachtet. Es lässt sich indessen aus dem für die Weibchen (s. pag. 204) festgestellten analogen Vorgange schliessen, dass die einzelnen Ureiernester vollständig durch das sie umwachsende Stroma von dem zurückbleibenden Keimepithel abgetrennt werden. Thatsache wenigtens ist, dass schon bei den Embryonen von $15{,}5^{ctm.}$ in der Keimfalte eine ungemein mannichfaltig gestaltete Schicht von Vorkeimketten oder Nestern der medialen Fläche der Keimfalte näher anliegt, als der lateralen,

und ebenfalls, dass das nun an dieser letzteren befindliche Keimepithel zwar meistens Cylinderepithel ist, und primäre Ureier hier und da erkennen lässt, doch aber nie mehr in sich die für den ersten Beginn der Ausbildung der Keimfalte (in beiden Geschlechtern) so characteristischen Ureiernester ausbildet (Taf. XIV Fig. 23 u. 26). Es wandern vielmehr ausnahmslos die durch Vergrösserung der cylindrischen Keimepithelzellen direct entstandenen primären Ureier in das Stroma ein, ohne je so grosse Zellgruppen des Keimepithels zu bilden, wie sie vorhin in den vielfach besprochenen Ureiernestern lagen.

Es war aus Mangel an Material nicht möglich zu entscheiden, ob diese Einwanderung der Vorkeime direct aus dem cylindrischen Epithel heraus sich ohne Unterbrechung an die erste anschliesst, durch welche die Ureiernester in männliche Vorkeime umgewandelt werden, oder ob zwischen beiden ein Stadium liegt, während dessen solche Neubildung unterbrochen wäre. Das Eine wäre so gut möglich, wie das Andere. Fest steht durch directe Beobachtung nur, dass bei Embryonen von 17—25$^{ctm.}$ Länge, deren äusserer Dottersack nahezu resorbirt ist, im Innern der auf der stark angeschwollenen Hodenbasis (Taf. XIV Fig. 4—6) aufsitzenden Vorkeimfalte ein ziemlich stark entwickeltes Netz von Zellensträngen und -schläuchen liegt, welches direct mit den deutlich erkennbaren Hodencanälchen und durch diese mit dem centralen Hodencanal (Taf. XIV Fig. 4, 6 c) in Verbindung steht. In diesem Netz finden sich von der Spitze der Vorkeimfalte an bis zu dem basalen Zellkörper hin alle Uebergänge von einfachen Ureierähnlichen Vorkeimen bis zu primitiven Ampullen; diese letzteren liegen ausnahmslos dem basalen Zellkörper zunächst. Es ist anzunehmen, dass das ganze, höchst unregelmässige Geflecht direct entstanden sei durch die Umwandlung des bei den 6$^{ctm.}$ langen Embryonen vorhandenen Ureiernestepithels (Taf. XIV Fig. 26). Gleichzeitig liegen aber auch noch im Keimepithel selbst zahlreiche Ureier, deren Einwanderung und allmälige Umbildung in Vorkeime bei Acanthias ziemlich leicht zu verfolgen ist.

Diese im Epithel (meistens an der lateralen Fläche, mitunter aber auch an der abgerundeten Kante [Taf. XIV Fig. 23 c]) liegenden Ureier haben genau das Aussehen und die Grösse der anfänglich in der primitivsten Anlage der Keimfalte auftretenden Ureier. Sie sind zwischen 0,02 und 0,025$^{mm.}$ im Durchmesser gross, glashell, mit grossem rundem körnigem Kern, der sich schwach in Hämatoxylin färbt. Sie liegen bei dem Embryo von 17$^{ctm.}$ (Taf. XIV Fig. 20—23) nicht in Nestern beisammen; hie und da trifft man einzelne, welche scheinbar sich theilende Kerne einschliessen (Taf. XIV Fig. 20, 22); daneben findet man andre, die sich grade zu theilen scheinen (Taf. XIV Fig. 21). Umgeben sind alle diese

Ureier von den oft erwähnten schmalkernigen Epithelzellen, deren Zellgränzen durch Haematoxylinfärbung nur selten zur Anschauung zu bringen sind. Einwanderungsstadien solcher Ureier in das Stroma hinein sind mir an diesen Embryonen nicht zweifellos zu Gesicht gekommen; hin und wieder finden sich zwar (Taf. XIV Fig. 23 c') ganz ebenso grosse und ähnlich aussehende Zellen im Stroma, ebensoweit vom Keimepithel wie von den schon vorhandenen Vorkeimschläuchen (Taf. XIV Fig. 23 s) entfernt, von denen nicht zu entscheiden ist, ob sie wirklich in Einwanderung begriffen sind, oder nur die äussersten Enden der schon im Stroma vorhandenen Vorkeimschläuche darstellen. Da diese letzteren nemlich ein unregelmässiges Netzwerk bilden, so wäre die Erklärung solcher isolirten Zellen im Stroma nicht schwer; man hätte eben nur anzunehmen, dass es die äussersten Zellenausläufer wären, deren nicht in der Ebene des Schnittes liegende Verbindungsstränge nicht getroffen worden wären. Für dieses Stadium muss es also unentschieden bleiben, ob hier wirklich schon eine Einwanderung der Ureier (zweiter Generation) statt gefunden hat oder nicht; ist aber das letztere der Fall, so ist damit auch wohl erwiesen, dass in der That eine Unterbrechung in der Zeitfolge der Vorkeimbildung eintritt und die jetzt gleich zu beschreibenden Einwanderungsstadien der Ureier einer zweiten Generation angehören, bei welcher nicht, wie bei der ersten, schon bei 6ctm. langen Embryonen auftretenden eine Umwandlung der Ureier in Ureiernester zu erfolgen braucht, ehe sie einwandern.

Dass aber bei fast ausgewachsenen Embryonen (von 25ctm. Länge) eine solche Einwanderung wirklich geschieht, ist an günstig erhärteten Hoden nicht schwer zu erweisen. Das Keimepithel ist dann sehr verschieden gebaut; bald enthält es ganz platte, fast endothelartige Zellen (Taf. XIV Fig 12 b), deren schmale Kerne parallel zur Oberfläche liegen, bald auch wieder deutlich cylindrische, mit mehr oder minder senkrecht gestellten Kernen (Taf. XIV Fig. 13). Mitten zwischen beiden Zellformen, unter denen die Plattenzellen überwiegen, liegen nun Ureier in den verschiedensten Stadien der Ausbildung zu 1—4 dicht beisammen (Taf. XIV Fig. 12, 13, 15, 17, 19); nicht selten kommen Bilder vor, welche sich ungezwungen nur auf Theilungsstadien von Kernen deuten lassen (Taf. XIV Fig. 12, 17). Alle aber zeichnen sich aus durch eine verschieden grosse Zahl von Fettkügelchen, welche meist zunächst dem Kern liegend durch die Einwirkung der, behufs der Erhärtung gleichzeitig mit Chromsäure angewandten Osmiumsäure schwarz gefärbt wurden. Diese Ureier bilden eine ziemlich breite Zone an der Aussenfläche der scharf von der basalen Verdickung des Hodens abgesetzten Vorkeimfalte (Taf. XIV Fig. 7 a).

Genau dieselben Zellen finden sich aber auch tief im Innern des Stroma's und zwar nicht in Verbindung mit den dort schon bestehenden Vorkeimen, sondern gänzlich von ihnen getrennt. In Taf. XIV Fig. 12 c habe ich eine solche Zellgruppe abgebildet. Dass sie horizontal in der Ebene des Schnittes nicht mit den Vorkeimen in Verbindung steht, zeigt die Abbildung; dass sie aber auch nicht durch vertical gestellte Zellgruppen, die also nicht in der Ebene des Schnittes zu erwarten sind, mit jenen Vorkeimen in Verbindung stehen konnten, zeigt die häufig von mir (und so auch bei dem in Fig. 12 abgebildeten Schnitt) constatirte Thatsache, dass solche Zellgruppen sowohl oben, wie unten gänzlich von den eigenthümlichen, unregelmässig länglichen Kernen des Stroma's bedeckt waren. Ein factischer Zusammenhang kann somit nicht vorhanden gewesen sein; trotzdem fragt es sich, ob sie nicht vielleicht durch Wucherung aus den schon im Stroma befindlichen Vorkeimen hervorgegangen seien.

Diese Möglichkeit ist allerdings nicht zu bestreiten; denn auch in den Vorkeimketten oder -schläuchen (Taf. XV Fig. 1, 2, 3) kommen ganz ähnliche Zellen vor. Aber ausserdem finden sich ebenso häufig dergleichen Ureier-ähnliche Zellen weit ab von den Vorkeimen dem Keimepithel sehr nahe (Taf. XIV Fig. 13, 19 c), ja selbst mit diesem direct in Zusammenhang (Taf. XIV Fig. 14 c, Taf. XV Fig. 9 a). Alle hier angezogenen einzelnen Abbildungen wurden nach bestimmten Objecten gemacht und getrennt wiedergegeben, um nicht durch Combinirung derselben den Vorwurf der zu starken Schematisirung herauszufordern; denn es liegen diese verschiedenen, hier durch Zeichnungen erläuterten Stadien zwar oft sehr dicht, aber doch nie auf demselben Schnitte beisammen.

Es scheint nun von vornherein natürlicher, anzunehmen, dass nicht die neben dem Epithel liegenden, oder selbst mit ihm verbundenen Zellen verschieden von den Ureiern des Keimepithels und hervorgegangen seien aus den vorhandenen Vorkeimschläuchen, sondern vielmehr diese durch jene Zellen vermehrt würden, welche aus dem Keimepithel einwandernd allmälig sich mit den schon bestehenden älteren Vorkeimen in Verbindung setzten. Durch diese Annahme allein wird ein klares Verständniss der mitgetheilten Beobachtungen eröffnet, durch jene erstere würden nur einstweilen gar nicht zu lösende Fragezeichen aufgestellt, die Bedeutung der Ureier im Keimepithel (der 25$^{ctm.}$ langen Embryonen) vollständig in Frage gestellt, und die Wachsthumsrichtung des Hodens von der ventralen Kante der Vorkeimfalte gegen die Basis des Hodens zu gänzlich ausser Acht gelassen. Abgesehen aber von diesen inneren Gründen, welche zu der hier angenommenen Deutung der mitgetheilten Beobachtungen zwingen, liegen noch

schlagendere vor: bei Squatina ist, wie gleich gezeigt werden wird, die Einstülpung des Keimepithels ganz evident. Bei der sonst vollständigen Uebereinstimmung im Bau und Wachsthum der Hodenfalte bei Squatina und Acanthias aber zwingt diese Beobachtung auch zu der Annahme, dass bei der zweiten Gattung die Ureier in das Stroma einwandern, um sich allmälich mit den schon früher (bei der ersten Generation) eingewanderten Vorkeimen zu verbinden.

Gleichzeitig mit dieser Einwanderung der unveränderten Ureier tritt eine zweite Form derselben auf, mit welcher eine starke Veränderung derselben verbunden ist. Schon während die Ureier noch im Keimepithel liegen, sieht man nicht selten Stadien derselben (Taf. XIV Fig. 12, 13, 14, 17), welche sich kaum anders, denn als Theilungsstadien deuten lassen. Ebenso oft sieht man den, durch ihre runden körnigen Kerne characterisirten Ureiern ovale oder schmale Kerne anliegen (Taf. XIV Fig. 14, 15, 17), welche mitunter zweifellos besonderen Zellen angehören, oft aber auch geradezu in den Ureierzellen selbst zu liegen scheinen. Wegen ihrer grossen Aehnlichkeit mit den schmalkernigen Epithelzellen ist es wohl unmöglich, hierüber zur sicheren Entscheidung zu kommen; aber die gleich zu erwähnende Thatsache des Auftretens solcher Kerne an den im Stroma befindlichen Vorkeimen macht es sehr wahrscheinlich, dass auch hier die dem Urei benachbarten schmalkernigen Zellen zum Theil wenigstens durch Theilung (oder frei?) entstanden sein mögen. Dem Keimepithel mitunter hart anliegend findet man ferner oft Zellennester (Taf. XIV Fig. 17, 18), welche eine verschieden grosse Menge solcher ovaler oder schmaler Kerne enthalten; ganz ähnliche liegen (Taf. XIV Fig. 11, 16) mitten im Stroma gleichweit vom Keimepithel, wie von den Vorkeimschläuchen entfernt oder endlich diesen letzteren hart an. Die in den eben besprochenen Zellennestern liegenden Zellen sind oft ziemlich regellos, ebenso oft aber auch recht regelmässig um eine einzelne centrale Zelle (Taf. XIV Fig. 11) angeordnet; von den umgebenden schmalkernigen Stromazellen sind die Zellennester meist recht scharf geschieden durch eine dünne, aber scharfe Umhüllungshaut. Die hier beschriebenen Stadien lassen gleichfalls ungezwungen nur die eine Deutung zu, dass die oft dicht neben den Vorkeimen liegenden Zellnester mit ovalen Kernen nur entstanden seien durch einwandernde und gleichzeitig (durch Theilung oder endogene Kernbildung?) sich vermehrende Ureier des Keimepithels.

Es findet hiernach also ein doppelter Einwanderungsvorgang statt. In dem einen Falle bewahren die Ureier ihren Character bis zur Vereinigung mit den schon vorhandenen Vorkeimen bei, in dem andern verlieren sie diesen und wandeln sich in ovalkernige, kleinere Zellen um.

Beide Vorgänge sind aber durch Uebergänge verbunden, denn auch im ersten Falle (Taf. XIV Fig. 12, 13, 14) sieht man neben (oder in?) den deutlich als solche bezeichneten, schon im Stroma liegenden Ureiern noch 1—2 ovale Kerne innerhalb einer feinen Membran, welche die wenigen grade in der Einwanderung ertappten Ureier oft recht deutlich umhüllt (Taf. XIV Fig. 12, 13).

Durch die Vereinigung dieser isolirt oder in Gruppen einwandernden Ureier oder Zellnester mit einander und mit den im Stroma befindlichen Vorkeimen entstehen nun neue, an die alten sich anlegende Vorkeime und zwar in der Form von *Vorkeimketten*. Mit diesem Namen bezeichne ich die für Acanthias besonders characteristischen ersten Stadien der Vorkeime, wie sie in Form von ganz unregelmässigen Zellenreihen oder -Netzen immer an der Peripherie, vorzugsweise aber an der ventralen Seite der schon vorhandenen Vorkeimmasse anzutreffen sind. Es bilden somit die Vorkeimketten das erste durch die Vereinigung der eingewanderten Ureier entstandene Stadium in der Ausbildung der Vorkeime und damit der primären Ampullen (der zweiten Generation).

Solche Vorkeimketten (Taf. XV Fig. 1, 2), werden zusammengesetzt aus zweierlei Zellen, von denen die einen den in dem Keimepithel liegenden, oder in Einwanderung begriffenen Ureiern (Taf. XV Fig. 1 b), die anderen den schmalkernigen Zellen gleichen (Taf. XV Fig. 1 a), welche in den einwandernden Zellnestern oder neben den Ureiern selbst liegen. Jene haben dieselbe Grösse, Aussehen, runde, schwach sich färbende körnige Kerne und diesen nahe liegende Fetttröpfchen, wie sie auch den Ureiern des Keimepithels zukommen; diese zeichnen sich, wie die Cylinderzellen des Keimepithels oder die schmalen kleinen Zellen der einwandernden Ureier aus durch ihre starke Verwandtschaft namentlich zum Haematoxylin. Meistens liegen in diesen Ketten die Ureier-ähnlichen Zellen hart an einander, hie und da getrennt von einander durch einen schmalen Kern; an ihren Enden finden sich bald grosse Vorkeimzellen, bald zahlreiche, fast epithelartig angeordnete schmalkernige (Taf. XV Fig. 1 a). Ein Lumen ist in diesen Ketten nie zu finden. Sie haben eine sehr verschieden weite Ausdehnung in der Vorkeimfalte; bald stehen sie weit ab vom Keimepithel, bald ihm ziemlich nahe; in letzterem Falle sind sie häufig durch feine Faserzüge (Taf. XV Fig. 9 b, Fig. 3 b) mit dem Keimepithel verbunden. Dann liegen nicht selten an der Stelle, wo sich diese Faserzüge an letzteres ansetzen, in ihm ein oder zwei Ureier (Taf. XV Fig. 9 a), sodass es aussieht, als wären eben erst die Zellen der schon mit den älteren Vorkeimen verbundenen (Taf. XV Fig. 9 c) Vorkeimkette von den, noch im Keimepithel liegenden abgetrennt und als sei

der Weg, den sie genommen, eben durch diese das Stroma durchsetzenden Faserzüge bezeichnet. In der That lässt sich das hier besprochene Bild (s. auch Taf. XV Fig. 3 b) kaum anders deuten, wenn man an den oben gelieferten Nachweis der reichlich stattfindenden Einwanderung der im Keimepithel gebildeten Ureier denkt.

In den Vorkeimketten findet nun zweifellos eine Vermehrung der 2 Arten von Zellen statt, und es scheint, als ob beide sich unabhängig von einander theilen können (Taf. XV Fig. 2 c). Diesen Punct habe ich indessen absichtlich nicht genauer untersucht; denn es genügt eine Vergleichung mit den nun zu beschreibenden, hier sich anschliessenden Umbildungsstadien, um die Vermehrung namentlich der schmalkernigen Zellen zu erweisen.

Weiter gegen die Basis der Hodenfalte zu oder bei älteren Embryonen haben sich nun aus den jüngst entstandenen soliden Vorkeimketten (Taf. XV Fig. 1) Zellschläuche gebildet, die *Vorkeimschläuche* (Taf. XV Fig. 3), in welchen sich fast genau dieselben Elemente, nur in etwas anderer Anordnung vorfinden, wie in den Vorkeimketten. Ein Blick auf die Abbildungen (Taf. XV Fig. 3, 4, 9) genügt zum Erweis dieser Angabe. Aber ihre Anordnung ist eine wesentlich von der früheren verschiedene. Vorher schlossen sich die einzelnen Zellen dicht an einander an; jetzt bilden sie wirkliche Röhren und nur gegen das Ende des Netzes hin schliessen sich die Zellen wieder zu mehr oder minder kurzen Vorkeimketten zusammen. Die im Innern der Vorkeimschläuche liegenden Hohlräume sind ausserordentlich verschieden in Grösse, Form und Bau ihrer Wandung. Mitunter finden sich canalartige Hohlräume (Taf. XV Fig. 3 a), deren Wandung auf verhältnissmässig lange Strecken von epithelartig angeordneten schmalkernigen Cylinderzellen begränzt ist; oder es sind die unregelmässigen sackartigen Räume (Taf. XV Fig. 9 d) von einer aus den 2 typischen Zellarten bestehenden Wandung umgeben.

Diese Höhlungen sind bald völlig frei (Taf. XV Fig. 3, Fig. 4 b), bald durchzogen von Protoplasmanetzen, in deren Kreuzungspuncten theils kleine ovale, theils grosse runde körnige Kerne liegen (Taf. XV Fig. 9 d, Fig. 4 a). Je weiter gegen die Basis der Hodenfalte zu, um so zahlreicher und in sich abgeschlossener werden diese Hohlräume; je näher den Vorkeimketten, um so weniger häufig. An den Uebergangsstellen zwischen ihnen und den Vorkeimschläuchen finden sich die erwähnten Protoplasmastränge mit den ihnen eingelagerten runden oder ovalen Kernen; in der Mitte aber, der Basis des Hodens näher, finden sich grössere oder kleinere Hohlräume, die unter einander in Verbindung stehen, also ein Canalnetz bilden und verhältnissmässig selten im Centrum ähnliche Stränge mit Zellen-

kernen aufweisen, wie sie an den anderen Stellen in grösster Menge liegen.

Die hier beschriebenen Bilder können, wie mir scheint, nur in folgender Weise gedeutet werden. Die einwandernden Ureier schliessen sich zunächst zu soliden Vorkeimketten aneinander an; gleichzeitig damit tritt eine Vermehrung der beiden in ihnen befindlichen Zellenarten ein. Dann weichen sie in unregelmässigster Weise, unter beständiger Theilung, auseinander, um die Vorkeimschläuche zu bilden; hier und da bleiben in ihrem Lumen einzelne Zellen oder selbst Zellengruppen liegen, welche zuerst mit den wandständigen Zellen in Verbindung stehen, schliesslich aber wohl mehr, oder minder vollständig resorbirt werden. So entstehen in dem mittleren Theile der Vorkeimfalte erwachsener Embryonen sehr unregelmässig gestaltete Netze von Zellenschläuchen, deren Wandungen von kleinen cylindrischen ovalkernigen und grossen rundlichen Ureierähnlichen Zellen gebildet werden und die aussen sich mit den immer neu herantretenden Vorkeimketten verbinden. Die Entstehung der Hohlräume der Vorkeimschläuche wird also bewirkt durch Auseinanderweichen der in beständiger Vermehrung begriffenen Zellen der soliden Vorkeimketten unter Resorption der hier und da im Lumen der Schläuche liegen bleibenden Zellen, ein Vorgang, welcher, wie gleich gezeigt werden soll, in noch ausgeprägterer Weise bei der Entstehung der Primitivampullen (Follikel) zur Beobachtung kommt. Die Entwickelung des Urogenitalsystems der Plagiostomen liefert in allen ihren Formen den Beweis dafür, dass schlauchförmige Drüsen durchaus nicht immer als Ausstülpung ursprünglich hohler Anlagen entstehen müssen, sondern mindestens ebenso häufig durch Aushöhlung ursprünglich ganz solider Zellstränge oder -Ketten gebildet werden können.

Diese Vorkeimschläuche liegen etwa in der Mitte der ganzen Vorkeimmasse; gegen den basalen Zellkörper zu (Taf. XIV Fig. 7 str.), an dessen lateraler Seite der Centralcanal (Taf. XIV Fig. 7 c) liegt, wandeln sie sich nun in die ersten Primitivfollikel in folgender Weise um. Zunächst verschwinden die Fettkörnchen in den Ureier-ähnlichen Zellen (Taf. XV Fig. 5—11), die je näher der Hodenbasis, um so mehr aus der Wandung der Vorkeimschläuche herausrücken und dadurch seitlich an Canäle zu liegen kommen, deren Wand nun ausschliesslich von den schmalkernigen Zellen gebildet wird (Taf. XV Fig. 5, 10, 11 c). So entstehen einerseits grosse unregelmässige Höhlungen oder auch oft ziemlich lange schmale Canäle, welche ein in der Basis der Vorkeimfalte liegendes Netzwerk bilden und mit ihren dorsalsten Zweigen direct mit dem Centralcanal in Verbindung stehen. Dieses Canalnetz, das, wie

man sieht, aus den in das Stroma eingewanderten Ureiern hervorgegangen ist, bildet die centrale Parthie der Hodencanälchen; gegen die Hodenbasis zu treten sie mit dem aus den Segmentalgängen entstandenen Hodennetz in Verbindung, in entgegengesetzter Richtung aber mit den aus den Ureier-ähnlichen Zellen der Vorkeimschläuche entstehenden Primitivampullen. In den gegebenen Abbildungen (Taf. XV Fig. 5, 10, 11) habe ich Beispiele für die extremsten Grössen solcher Hodencanäle gegeben; der Hohlraum c in Fig. 10 hat eine Länge von 0,17$^{mm.}$ bei einer Breite von 0,07$^{mm.}$; die kleinsten Canäle in Fig. 5 und 9 haben einen Durchmesser von 0,02—0,05 $^{mm.}$. Meistens ist ihr Lumen vollständig frei; nur hin und wieder findet man in ihnen noch Reste der in den Vorkeimschläuchen so häufigen Protoplasmastränge mit Kernen (Taf. XV Fig. 10 d); es ist die Resorption der Zellen, durch welche die Bildung solcher Hohlräume und Canäle zu Stande kommt, hier schon fast ganz vollendet worden.

Andrerseits gehen aus den Ureier-ähnlichen Zellen, die äusserlich den Hodencanälchen anliegen (Taf. XV Fig. 5, 10, 11), die Primitivampullen hervor. Unter Verlust der vorher für sie so characteristischen Fettkörnchen tritt eine, wie es scheint, recht starke Vermehrung ein, wenigstens lassen sich die jetzt zu beschreibenden Bilder nicht anders deuten. Mitunter liegen dem Epithel der Harncanälchen einzelne grosse Ureier (Taf. XV Fig. 7, 8 a, 10 a) hart an, die von einigen schmalen oder ovalen Kernen umgeben sind; dann findet man etwa 0,03 $^{mm.}$ im Durchmesser haltende Blasen, in denen (auf dem grössten Durchschnitt) 2—4 der eigenthümlichen runden Körnchenkerne, ausserdem aber noch fast ebenso grosse ovale körnige und kleinere schmale Kerne zu bemerken sind (Taf. XV Fig. 10 b); jeder Kern gehört einer deutlich von den benachbarten durch Membran geschiedenen Zelle an. Das Lumen dieser Blasen ist oft völlig leer, ebenso oft aber auch erfüllt von körnigem Gerinnsel, das in grösster Menge im Centrum liegt und von hieraus radiär ausstrahlende Fortsätze an die äussere Zellwand ausschickt (Taf. XV Fig. 10 e, Fig. 5 a), mitunter sieht man endlich in ihm einen ovalen oder selbst runden Kern liegen (Taf. XV Fig. 5 a). Noch weiter gegen den basalen Zellkörper und den Centralcanal des Hodennetzes zu werden diese Blasen bis zu 0,05$^{mm.}$ gross, in ihnen tritt an manchen Stellen ein ziemlich scharfer Gegensatz zwischen den Zellen mit grossen runden körnigen und denen mit ovalen Kernen hervor; die letzteren schieben sich zwischen jene ein, oder legen sich dicht aneinander an und zwar gewöhnlich an den Stellen, wo sich einer der erwähnten, aus schmalkernigem Epithel bestehenden Hodencanälchen an die Blase anlegt (Taf. XV Fig. 5 b). Damit ist die Primitivampulle fertig. Sie enthält nun (auf dem grössten Durch-

schnitt) 3—5 grosse helle Körnchenzellen (Ureier), zwischen ihnen einige schmale und an der Basis (Taf XV Fig. 5 b) einen Haufen ganz platter Zellen. Dieser letztere schliesst die centrale, durch Auseinanderweichen und Resorption einer oft noch im Centrum liegen bleibenden Zelle (Taf. XV Fig. 5 a) entstandene Höhlung der Ampulle gänzlich ab von dem cylindrischen Hohlraum des daranstossenden Hodencanals (Taf. XV Fig. 5 c). Hier ist die Stelle, wo später in den ausgebildeten Ampullen die Ruptur der Wandung der letzteren erfolgt, um den Eintritt der Samenkörperchen in das Hodencanälchen zu ermöglichen; bis dahin bleibt die erwähnte schmalkernige Zellschicht der Ampulle als vollständiger Verschluss gegen die Höhlung des Samencanälchens bestehen. Es scheint endlich, als ob die so gebildeten Ampullen sich noch mehr vergrössern und theilen können; wenigstens lassen Bilder, wie die in Taf. XV Fig. 11 gegebenen, sich wohl kaum anders deuten. Ausserdem spricht für diese Annahme die Thatsache, dass die Zahl der Primitivampullen in der Vorkeimfalte sehr viel geringer ist, als die der ausgebildeten, die erste Schicht junger Hoden zusammensetzenden und schon Samenkörperchen enthaltenden Ampullen; doch kann auf dieses Argument kein besonderes Gewicht gelegt werden, da ja in den Vorkeimketten und -schläuchen das Reservoir zu sehen ist, aus welchem heraus immer neue Primitivampullen nachgeschoben werden können, wenn die zuerst angelegten durch das wachsende Stroma umfasst, von der eigentlichen Vorkeimfalte abgetrennt und zu den echten Hodenampullen geworden sind.

Aus den oben beschriebenen Vorgängen ist nun wohl ohne Weiteres zu folgern, dass eine Vermehrung der ursprünglich in geringerer Zahl in den Vorkeimschläuchen liegenden Ureier-ähnlichen Zellen stattgefunden haben muss. Auch fehlen solche Stadien nicht, welche man direct auf eine, von ihrem Zellkern aus eingeleitete Theilung der Zellen beziehen kann (Taf. XV Fig. 6, 7, 8). Ueber die Entstehung und Vermehrung der ovalkernigen Zellen aber bin ich gänzlich im Unklaren geblieben, trotz aller darauf verwandten Mühe. Thatsache ist, dass auch sie sich vermehren; wahrscheinlich nur, dass sie direct in der primären grossen Vorkeimzelle entstehen. Dies zu entscheiden, muss ich indessen anderen Untersuchern überlassen; ich kann es um so leichter, als für die Entstehung der Primitivampullen nicht die Art, sondern die Thatsache der Vermehrung ihrer Zellen von principieller Bedeutung ist.

Die am stark verdickten basalen Hodentheil sitzende, schmale Vorkeimfalte enthält also sämmtliche Uebergangsstadien zwischen den im Keimepithel liegenden Ureiern und den dem Centralcanal benachbarten Primitivampullen dicht bei einander; aber auch später noch lassen sich

dieselben Stadien in der am ausgewachsenen Hoden befindlichen Vorkeimfalte nachweisen. Dann aber ist bereits ein grosser Theil der zuerst angelegten Primitivampullen in die echten Hodenampullen umgewandelt in der weiter oben (§ 4 C.) ausführlich geschilderten Weise. Aus den früher gemachten Mittheilungen geht hervor, dass die Zone der kleinsten und jüngsten, der (inneren oder äusseren) Vorkeimfalte zunächst liegenden Ampullen zum grossen Theile solche Follikel enthält (Taf. XI Fig. 12 13, 24), die mit den, in der Vorkeimfalte des Embryo's liegenden, sowie mit den innerhalb der eigentlichen Vorkeimfalte des erwachsenen Thieres, befindlichen Primitivampullen vollständig übereinstimmen. Ausserdem aber finden sich in dieser sowohl Vorkeimschläuche, wie Vorkeimketten oder -Nester, in welchen ausnahmslos dieselben 2 Arten von Zellen vorkommen, wie ich sie aus der embryonalen Vorkeimfalte genauer beschrieben habe. Solche Vorkeimketten und -Nester habe ich in wesentlich übereinstimmender Weise bei den verschiedensten Gattungen gefunden (Torpedo, Scyllium, Prionodon, Oxyrhina, Galeus, Mustelus, Chimaera etc.); kurz, sie fehlen nie. Der einzige, wirklich wesentliche Unterschied zwischen der Vorkeimfalte des Embryo's und des erwachsenen Thieres besteht darin, dass bei diesem keine Einwanderung aus dem Keimepithel mehr stattzufinden, die Neubildung von Zoospermampullen also lediglich durch die ununterbrochene Vermehrung und Umänderung der, in der Vorkeimfalte angebrachten Vorkeimketten zu geschehen scheint. Die Lage derselben aussen am Hoden, oder mehr oder minder tief eingesenkt, kann nicht als bedeutungsvoller Unterschied angesehen werden, da weiter oben nachgewiesen werden konnte, dass bei Squatina die ursprünglich äussere Vorkeimfalte des jungen Männchens durch Umwachsung von Seiten des Stroma's allmälig in die innere des alten Thieres übergeführt wird. Dass aber die Einwanderung von Keimepithelzellen in das Stroma der Vorkeimfalte keineswegs gleich nach der Geburt des Embryo's aufhört, beweist der Hode junger Squatinamännchen, bei denen eine solche in äusserst instructiver Weise noch bei Männchen von etwa 15ctm. Thoraxlänge vorkommt.

B II. Die Vorkeimfalte des jungen Männchens von Squatina vulgaris. Bei dem jungen Männchen ist der Hode genau ebenso gebaut, wie bei dem erwachsenen männlichen Embryo von Acanthias. An dem, durch einen basalen Zellkörper stark angeschwollenen Basaltheil (Taf. XI Fig. 5, 6) sitzt als schmaler ventraler Saum die Vorkeimfalte auf (Taf. XI Fig. 5, 6 pro.); im Zellkörper liegen zahlreiche, schon mehr oder minder weit ausgebildete Hodenampullen und Hodencanälchen und über diesen der Centralcanal (Taf. XI Fig. 5, 6 c) mit dem nur schwach entwickelten Hodennetz. Die Vorkeimfalte selbst aber hat noch gänzlich den embryonalen

Character bewahrt; denn es finden sich in ihr nicht blos sämmtliche Uebergangsstadien der Vorkeimketten zu den Primitivampullen, sondern auch noch zahlreiche Einstülpungen vom Keimepithel her.

Die Einwanderung der Keimepithelzellen geschieht aber hier in ganz anderer Weise, als bei Acanthias. Bei dieser Gattung vergrösserten sie sich direct zu Ureiern, die noch im Epithel liegen blieben und als solche isolirt und in geringer Zahl (2—4), oder schon nach erfolgter Theilung in das Stroma einwanderten. Bei Squatina dagegen finden sich äusserlich im Keimepithel fast nie Ureier; kommen solche doch vor, so liegen sie schon tief in das Stroma eingesenkt (Taf. XIV Fig. 10 c). Die Zellen des Keimepithels sind ausnahmslos platt und klein; ihre schmalen Kerne zeichnen sich, wie bei Acanthias, durch die grosse Neigung zur Aufsaugung von Haematoxylin aus; sie sind sehr verschieden gross, die grössten unter ihnen immer deutlich oval. An der lateralen Fläche, wie am ventralen Rande der Vorkeimfalte, mitunter aber auch an ihrer medialen Seite, senkt sich nun dies Epithel in verschieden breiten Zügen in das Stroma ein (Taf. XIV Fig. 8, 9), und diese verbinden sich mit den schon im Centrum der Vorkeimfalte liegenden Vorkeimketten direct. Anfänglich überwiegen, dem Keimepithel zunächst, die schmalkernigen oder ovalen Zellen (Taf. XIV Fig. 8 b); weiter nach innen zu treten dagegen mehr und mehr sich vermehrende, grosse, runde, körnige Kerne auf (Taf. XIV Fig. 8, 9 c), die genau so aussehen, wie die Ureierkerne des Keimepithels bei Acanthias. Die Züge werden zugleich breiter und zuletzt schliessen sie sich dem centralen Zellennetz an, in welchem unten echte Vorkeimketten mit den für diese characteristisch eng aneinander stossenden zweierlei Arten von Zellen liegen, dorsal aber gegen den älteren Theil des Hodens zu zuerst Vorkeimschläuche und dann Primitivampullen auftreten. Da nun in dem basalen verdickten Theil der Hodenfalte bereits echte Hodenampullen mit Entwickelungsstadien von Zoospermen liegen, so ist hiermit der Beweis geliefert, dass bei Squatina auch dann noch die Einwanderung von Keimepithelzellen in das Stroma der Vorkeimfalte fortdauert, wenn die Ausbildung der Spermatozoen in der ersten Schicht der Ampullen bereits begonnen hat.

Der Vorgang ist, wie man sieht, wesentlich von dem bei Acanthias verschieden. Bei dieser Gattung entstehen die Ureier-ähnlichen Zellen schon im Keimepithel, bei Squatina erst, wenn sich dieses in verschieden breiten Zügen in das Stroma eingesenkt hat. Dieser Unterschied ist aber natürlich kein principieller; denn in beiden Fällen stammen die Vorkeimketten direct vom Keimepithel der Genitalfalte her. Es galt indessen, diesen Gegensatz hervorzuheben, da er hier deutlich und leicht als unwesent-

licher erkannt wurde und daher auch in willkommenster Weise zur Erklärung der jetzt zu beschreibenden und schwieriger zu verstehenden Entwicklungsweise der Keimfalte bei Mustelus (und einigen andern Gattungen) benutzt werden kann.

Eine Täuschung bei der Beobachtung ist aber endlich, wie die Bilder lehren, durch den scharf ausgesprochenen Gegensatz zwischen den sich einsenkenden Keimepithelsträngen und dem umgebenden zelligen Stroma völlig ausgeschlossen (Taf. XIV Fig. 8); sehr häufig hebt sich das schmale Epithel in Fetzen vom Stroma ab, bleibt aber da hängen, wo es an einem solchen eingesenkten Zellenstrang ansitzt (Taf. XIV Fig. 8 b); ausserdem sind diese und das Keimepithel überall durch eine zwar feine, aber doch sehr scharfe Basalmembran vom Stroma geschieden. Es ist hauptsächlich der Mangel dieser bei Acanthias und Squatina gut ausgebildeten Basalmembran, welcher bei Mustelus und anderen Gattungen (Centrina und Scymnus) das Verständniss so sehr erschwert, dass ich bezweifeln möchte, jemals das Verständniss der Vorgänge bei der Hodenbildung erlangt zu haben, wenn ich nicht gerade in der ziemlich vollständigen Entwicklungsreihe von Acanthiasembryonen ein für diesen Punct zweifellos ungemein instructives Material zur Verfügung gehabt haben würde.

B III. Entstehung und Umbildung der Vorkeimfalte bei Mustelus. Hier bei Mustelus kommt es nie zur Ausbildung von Ureiernestern in dem Keimepithel der männlichen Keimfalte; vielmehr tritt die Umbildung der letzteren in eine männliche Vorkeimfalte so früh ein, dass es im Keimepithel selbst nur zur Anlage wenig zahlreicher primärer Ureier kommt.

Bei männlichen, (durch den ungetheilten Urnierengang schon früh scharf characterisirten) Embryonen von $4^{ctm.}$ Länge ist die Keimfalte (Taf. XV Fig. 23) etwa in der Mitte $0{,}38^{mm.}$ hoch und an der Basis $0{,}08$—$0{,}13^{mm.}$ breit. Das Epithel ist namentlich an der lateralen Fläche und an der ventralen Kante ungemein dick, an der medialen Seite etwas weniger, obgleich es auch hier wie in den anderen Theilen noch primäre Ureier, wenngleich in geringerer Zahl, enthält. Dort wo das verdickte Keimepithel der lateralen Fläche in das Epithel der Trichterfurche übergeht (Taf. XV Fig. 23 trf.), wird das Keimepithel mit einem Male niedrig, obgleich seine Zellen noch immer cylindrisch sind; es rührt dies davon her, dass sich an dieser Stelle niemals Ureier entwickeln. Das Stroma tritt namentlich in der ventralen Hälfte der Keimfalte (Taf. XV Fig. 23 a) ungemein stark zurück; die hie und da deutlich erkennbare Basalmembran, welche jenes vom Epithel trennt, scheint sich an manchen Stellen, so namentlich an der ventralen Kante, ganz unmerklich zwischen den Zellen des Keimepithels zu verlieren: wahrscheinlich wohl nur, weil sie überhaupt schwach

ausgebildet ist und die Stromazellen in Grösse und Aussehen nicht scharf von den Zellen des Keimepithels abstechen. Erschwert wird endlich hier die Unterscheidung der einzelnen Theile in hohem Grade dadurch, dass die Ureier mit ihren runden körnigen Kernen, weder in Grösse, noch Form, noch Verhalten so scharf von den schmalkernigen Epithelzellen unterschieden sind, als dies bei Acanthias und Squatina der Fall ist (s. Taf. XV Fig. 22, 23).

Es bewahrt hiernach die männliche Keimfalte von Mustelus ihren indifferenten Character viel weniger lange bei, als die von Acanthias; bei dieser Gattung kommt es in beiden Geschlechtern zur Ausbildung von Ureiernestern, die erst bei 6—7$^{\text{ctm.}}$ langen Embryonen in die männlichen Vorkeimketten umgewandelt werden; bei Mustelus dagegen wird das Geschlecht schon bei 4$^{\text{ctm.}}$ langen Embryonen dadurch deutlich bezeichnet, dass bei den Weibchen eine Umwandlung des Keimepithels in Ureiernester eingetreten, bei den Männchen aber überhaupt gar nicht eingeleitet ist. Schon bei 4,3$^{\text{ctm.}}$ langen männlichen Embryonen ist die Umbildung der Genitalfalte in eine männliche Vorkeimfalte eine ganz, oder fast ganz vollständige geworden.

Trotzdem die gleich zu besprechende Umwandlung der Genitalfalte schon zwischen 4 und 5$^{\text{ctm.}}$ Länge stattfindet, vergrössert sich die nun entstandene Vorkeimfalte so gut wie gar nicht; die Vorkeimfalte des Embryo's von 7,0$^{\text{ctm.}}$ Länge hat eine grösste Höhe von 0,42$^{\text{mm.}}$, während die noch indifferente Keimfalte des 4$^{\text{ctm.}}$ langen fast ebenso hoch (0,35$^{\text{mm.}}$) war. In der Länge freilich ist sie entsprechend der allgemeinen Wachsthumszunahme auch gewachsen. Auch die Breite ist nahezu dieselbe geblieben, 0,14$^{\text{mm.}}$—0,16$^{\text{mm.}}$ gegen 0,08—0,13$^{\text{mm.}}$ bei 4$^{\text{ctm.}}$ langen Embryonen. Eine bedeutende Massenzunahme der einzelnen Elemente der Keimfalte kann also auch nicht wohl stattgefunden haben, und die jetzt zu beschreibenden auffallenden Veränderungen in derselben können daher nur durch eine Verschiebung ihrer gegenseitigen Lagerungsbeziehungen und durch etwaige Gestaltänderungen der einzelnen Elemente selbst hervorgebracht worden sein.

Schon bei 4,3$^{\text{ctm.}}$ Länge[1]) des Embryo's ist die Umwandlung, durch welche die indifferente Keimfalte zu einer männlichen Vorkeimfalte wird, vollständig

---

[1]) Ich muss hier wieder daran erinnern, dass die Masse nicht als absolut genau angesehen werden können; kleine Krümmungen des Embryo's sind nicht genau zu messen, aber auch nicht bei der Präparation zu vermeiden. Es ist daher auch sehr wohl möglich, dass der hier untersuchte Embryo von 4,3 ctm. factisch länger, der von 4,0 ctm. vielleicht selbst etwas kürzer war. Ausserdem darf man nicht vergessen, dass auch die absolute Länge kein vollständig genaues Mass für die Entwickelungsdauer der Thiere und ihrer Organe abgiebt, obgleich in dieser Beziehung bei den

oder fast ganz vollzogen. Es scheint dieser Prozess also ziemlich rasch vor sich zu gehen. Leider fehlten mir die Zwischenstadien, sodass ich auch hier wieder nur das letzte Stadium der Umbildung beschreiben kann.

Die Vorkeimfalte ist nun gänzlich von einem sehr dünnen, aus Plattenzellen bestehenden .Keimepithel überzogen; in diesem, dessen Elemente jetzt schon speeifisch endothelialen Character tragen, finden sich der grössten Länge der Vorkeimfalte naeh fast gar keine Ureier mehr, nur an ihrer ventralen Kante, wo das Epithel sich schwach verdickt, und an ihrem hinteren und vorderen Ende sind solche zu sehen. Aber auch an diesen Stellen erreicht es nie oder nur sehr selten eine so bedeutende Dicke, wie sie dem Keimepithel der ganzen Keimfaltenfläche bei dem Embryo von 4$^{ctm.}$ Länge zukam (s. Taf. XV Fig. 23). Trotzdem hat die Breite der Vorkeimfalte sogar ein wenig gegen früher zugenommen. Da nun zwischen den zwei Lamellen des platten Keimepithels (bei dem Embryo von 4,3$^{ctm.}$) dieht gehäufte Vorkeimketten mit ihren typisehen Elementen liegen und eine von Stromazellen rings umhüllte Vorkeimmasse bilden, welehe ihrer Breite und Höhe nach so ziemlich mit dem ungemein dicken und hohen Ureierkeimepithel (bei 4,0$^{ctm.}$ langen Embryonen) übereinstimmt: so ist wohl ohne Weiteres anzunehmen, dass hier das gesammte Keimepithel mit seinen Ureiern in das Stroma hineingezogen und von diesem umwachsen wurde. Es spreehen für diese Annahme auch noch folgende Thatsachen. Man sieht nemlich hin und wieder, selbst noch bei Embryonen von fast 5$^{ctm.}$ Länge an der lateralen Fläche einige breite Züge vom Keimepithel her in das Stroma eindringen, wo sie sich mit den dort vorhandenen Vorkeimketten zu verbinden scheinen. Leider sind nun die Zellenkerne des Stroma's, des Keimepithels und der Vorkeimketten einander so ähnlich, und es ist die Basalmembran, welehe bei Acanthias und Squatina diese Theile leicht von einander unterseheiden lässt, hier so schwach entwickelt, dass es kaum möglieh sein dürfte, an den von Mustelus gewonnenen Sehnitten zur Entscheidung über diesen Punet zu kommen. Die Sicherheit der, bei den andern Gattungen gewonnenen Resultate gestattet es indessen, auch hier einen analogen Vorgang anzunehmen; denn es wäre bei der sonst so vollständigen Uebereinstimmung in der ersten Entstehung und späteren Umbildung zwischen Mustelus und Acanthias gänzlich kritiklos zu sagen, es könnten sich hier die im Innern der Vorkeimfalte thatsächlich

---

Haien keine so auffälligen Differenzen vorkommen, wie z. B. bei den Amphibien. Es kann daher auch nicht befremden, dass ein Embryo, welcher nur um 3 mm. (nach den gemessenen Massen) grösser war, als der vorhergehende, doch schon in der Fortbildung seiner Keimfalte auffällig weit vorgeschritten war.

liegenden Vorkeime doch in andrer Weise, als dort, etwa aus den Stromazellen heraus, gebildet haben. Ausserdem wurde am Eierstock von Mustelus ein analoger Vorgang nachgewiesen, wie er hier hypothetisch zur Deutung zweier extremer Beobachtungen gemacht wird; auch an der weiblichen Keimfalte geschieht die Einwanderung der Ureiernester in das Stroma hinein nicht vereinzelt, sondern in grossen dicken Zügen (s. Taf. XIII Fig. 12). Es gilt mir also als ausgemacht — wenngleich es durch directe Beobachtung noch zu bestätigen bleibt —, dass die ganze Ureier enthaltende Keimepithelmasse auf einmal und rasch in das Stroma hineingezogen, durch dieses umwuchert und durchwachsen und schliesslich in noch späteren Stadien (5—7$^{ctm.}$) fast gänzlich von dem übrigbleibenden platten Keimepithel abgetrennt wird. Nur an der ventralen Kante scheint eine Verbindung bestehen zu bleiben; hier auch liegen bei grösseren Embryonen (Taf. XIII Fig. 22 a) noch Ureier im Keimepithel; zur Klarheit kommt man indessen auch hier nicht, da grade an dieser Stelle der Gegensatz zwischen Stroma und Keimepithel und deren Elementen weniger scharf ausgesprochen ist, als an irgend einem anderen Ort.

Bei 5,5$^{ctm.}$ langen Embryonen (Taf. XV Fig. 22) hat die Vorkeimfalte ihre Dimensionen kaum verändert, sie ist höchstens etwas breiter geworden. Die in ihr liegende, durch die Vorkeimketten bezeichnete Vorkeimmasse, deren schmalkernige Zellen gar nicht von den Zellen des Stroma's zu unterscheiden sind, hat eine Höhe von 0,30 und eine Breite von 0,12$^{mm.}$. Während also die ganze Vorkeimfalte gegen die des 4$^{ctm.}$ langen Embryo's in Höhe gar nicht, in Breite nur um ein Viertel etwa zugenommen hat, ist die Vorkeimmasse selbst erhöht worden; sie schiebt sich mit ihrem dorsalen Theil bis in die Basis der Hodenfalte hinein (Taf. XV Fig. 22 b), erfüllt also die Genitalfalte nun ihrer ganzen Höhe nach. Die in ihr liegenden Ureier-ähnlichen Zellen sind denen des früheren Stadiums (Fig. 23) gegenüber etwas kleiner geworden, haben aber sonst das charakteristische, für die Ureier aller Plagiostomen gleichmässig bezeichnende, Aussehen beibehalten. Während diese in den früheren Stadien überall in der Vorkeimmasse vorkamen, finden sie sich nun in dem dorsalen in der Hodenbasis liegenden Theil (Taf. XV Fig. 22 b) nicht mehr; hier liegen ausschliesslich schmalkernige Zellen in jetzt schon recht auffallender characteristischer Anordnung. Während nemlich im übrigen Theil die Vorkeimketten kaum durch eine sie umgebende Membran von den Zellen des Stroma's abgesetzt sind, tritt eine solche Basalmembran, je näher gegen die Basis zu, um so schärfer ausgebildet auf; die ganz oben liegenden kleinkernigen Zellgruppen sind vollständig scharf durch eine solche von dem Stroma abgesondert. In den so deutlich hervortretenden

unregelmässig ausgebuchteten und sehr verschieden grossen Zellgruppen ordnen sich die schmalkernigen Zellen in höchst regelmässiger Weise epithelartig an (Taf. XV Fig. 22 b) und zwar vor Allem nach oben hin, während sie gegen die eigentlichen Vorkeimketten mit ihren Ureier-ähnlichen Zellen ganz ungeordnet liegen. Es ist hiermit die erste Andeutung des sich bildenden Centralcanals des Hodens gegeben.

Allerdings kann in diesem Stadium von einem solchen noch nicht die Rede sein; denn die epithelartig angeordneten Zellen, welche wirklich zu den Epithelzellen des Hodencanals werden, umschreiben erst einen Halbkreis und schliessen auch nicht die mindeste Spur eines Hohlraums ein; es gränzen vielmehr die übrigen ungeordnet liegenden Zellen so an sie an, dass auch in der Concavität des von den Epithelzellen gebildeten Bogens (Taf. XV Fig. 22 b) Zelle an Zelle liegt. Doch schliessen sie sich nicht sehr eng an jene an, es scheint vielmehr hier eine Art Auflockerung derselben angedeutet zu sein. Diese tritt nun in der That in den späteren Stadien ein: es werden einfach die im Centrum des basalen Theiles der Keimmasse liegenden Zellen mehr oder minder vollständig resorbirt, während die peripherisch stehenden und von einer Basalmembran scharf umschlossenen sich mehr und mehr epithelartig anordnen und schliesslich die durch Resorption der inneren Zellen entstandenen Hohlräume und netzartig verbundenen Canäle als echtes und bald auch Wimpern entwickelndes Cylinderepithel begränzen. In diesem Canalnetz zeichnet sich ein unregelmässig weiter und geschlängelter durch alle Schnitte durchgehender Canal aus (Taf. XV Fig. 21 c); es ist dies der Centralcanal des Hodens. Mit ihm stehen die andern, nach allen Richtungen hinziehenden, aber noch sehr kurzen Canäle in meist offener Verbindung; diese letzteren bilden die erste Anlage des rete vasculosum. Die Aushöhlung der ursprünglich soliden Zellnetze in der Hodenbasis schreitet von hinten nach vorn fort; bei 7,7$^{ctm.}$ langen Embryonen schliesst sich der ziemlich weit hinten schon spaltförmige Centralcanal (Taf. XV Fig. 19 c.) vollständig ab; in der so entstandenen, sich ziemlich weit nach hinten erstreckenden soliden Zellmasse ist wieder dieselbe epitheliale Anordnung der peripherischen Zellen zu erblicken, wie sie bei 5,5$^{ctm.}$ langen Embryonen in der ganzen Länge der Vorkeimfalte zu finden ist. Nach vorne dagegen geht dieser spaltförmige Centralcanal in einen recht deutlichen, mehr oder minder weiten Canal über (Taf. XV Fig. 12 c), welcher sich ganz oben am vorderen Ende der Hodenfalte mit dem jetzt zu beschreibenden, aus den Segmentalgängen entstandenen Theil des basalen Hodennetzes direct verbindet.

Durch mehrere vollständige Schnittreihen wurde nemlich festgestellt,

dass, in Uebereinstimmung mit den früher geschilderten Befunden an erwachsenen Thieren (s. § 2 pag. 67), in der weitaus grössten Längsausdehnung der Hodenfalte dieser Centralcanal nicht durch die zu vasa efferentia gewordenen Segmentalgänge mit der Niere in Verbindung steht. Es konnte gleichfalls ermittelt werden, dass der, in der eben beschriebenen Weise entstandene Centralcanal am vordersten Hodenende übergeht in einen, über dieses nach vorn zu hinausgreifenden Canal, welcher in 4—5 aufeinanderfolgenden Schnitten in Verbindung steht mit 2, oder 3 Segmentalgängen, welche direct in die Nierenknäuel zu verfolgen sind (Taf. XV Fig. 17). Zwischen den beiden Schnitten, auf welchen die Segmentalgänge ihrer grössten Länge nach und in Verbindung mit dem Centralcanal getroffen sind, finden sich 2 oder 3 Schnitte, auf welchen ausschliesslich ein Querschnitt dieses letzteren zu sehen ist (Taf. XV Fig. 18 c): zum Beweis, dass der Centralcanal hier schon vollständig durch Verwachsung der ursprünglich getrennten Segmentaltrichter angelegt ist; dass er auch mit dem, auf die vorher beschriebene Weise entstandenen grösseren hinteren Theile des Centralcanals in Verbindung getreten ist, beweisen die auf dies Vorderende folgenden Schnitte, in welchen niemals der Centralcanal vermisst wird.

Die meisten Veränderungen der Vorkeimfalte bis zu dem Stadium der ersten Anlage der Primitivampullen, welche bei ungefähr $16^{ctm.}$ langen Embryonen einzutreten scheint, sind unbedeutend; im Allgemeinen nehmen nur die Grössenverhältnisse zu. Bei $14^{ctm.}$ Embryonallänge hat die Hodenfalte schon eine Höhe von $0{,}8^{mm.}$ und eine Breite von $0{,}25^{mm.}$; dem entsprechend ist auch der Centralcanal grösser geworden. Hervorzuheben ist nur, dass die von letzterem oder dem rete vasculosum ausgehenden Hodencanälchen, die sich an die erstgebildeten Ampullen ansetzen, (Taf. XV Fig. 21 b), vollständig solide sind. Ihre Höhlung entsteht wohl zweifellos, wie bei Acanthias, durch Aushöhlung; die Vorgänge selbst zu beobachten, verhinderte mich Mangel an Material. Es lässt sich indessen annehmen, dass in dieser Beziehung sowohl, wie in Bezug auf die Entstehung und weitere Umbildung der Vorkeimketten in Primitivampullen und dieser letzteren in wirkliche Samenampullen kein Unterschied zwischen Mustelus und Acanthias herrsche; denn die Uebereinstimmung in der Structur des ausgebildeten Hodens mit derjenigen anderer Plagiostomenhoden sowohl, wie die Gleichartigkeit aller, an den verschiedensten Gattungen durch Beobachtung constatirten Entwicklungsvorgänge schliessen jede Annahme eines abweichenden Bildungsvorganges für diese eine Gattung aus.

Trotzdem scheint ein grosser Unterschied in Bezug auf die Entstehung des Centralcanals des Hodens zwischen Mustelus und Acanthias zu

bestehen. Bei dieser Gattung wird er seiner ganzen Länge nach gebildet durch die Verwachsung der seitlich vom Segmentalgang nach vorn sich wendenden Trichterblasen; seitliche Ausbuchtungen der letzteren bilden den basalen Theil des rete vasculosum. Bei Mustelus dagegen ist es nur der vorderste über die Hodenfalte hinaus vorgreifende Abschnitt des Centralcanals, den man als durch Vereinigung der Segmentaltrichter entstanden ansehen könnte, denn nur an diesen setzen sich 2 (oder 3) Segmentalgänge an. Der ganze übrige viel längere Theil des Centralcanals entsteht aus den, in das Stroma der Epithelfalte eingestülpten Keimepithelzellen. Eine genauere Ueberlegung zeigt indessen, dass dieser Gegensatz nur scheinbar ist. Man muss nämlich den dorsalen Theil des Epithels der Aussenfläche der Keimfalte, welche nie Ureier entwickelt, sondern höchstens zum Wimperepithel der Segmentaltrichter wird, als diesem letzteren gehörig ansehen; bei Scymnus lichia greift in der That das eigenthümlich hohe, cylindrische und stark gefaltete Epithel der Trichter bis an die Ureierzone hin vor. Man könnte dem entsprechend diesen Theil des Keimepithels als Trichterepithel bezeichnen. Angenommen nun, dieser sei bei der Einwanderung der Ureierzone in das Stroma (hier bei Mustelus) gleichfalls mit hereingezogen, so würde dies Trichterepithel nach den oben angegebenen Massen grade dorthin zu liegen kommen, wo sich nachher durch Aushöhlung eines soliden Zellennetzes der Centralcanal und der Basaltheil des Hodennetzes bilden. Aber selbst in dem höchst unwahrscheinlichen Falle, dass eine Umwandlung wirklicher Ureier in die schmalkernigen Zellen des späteren Centralcanals nachgewiesen werden sollte, so wäre doch kein prinzipieller, sondern höchstens ein secundärer Unterschied zu statuiren; denn auch die Segmentalgänge gehen bei Acanthias so gut, wie bei Mustelus und allen Plagiostomen, aus demselben ursprünglichen Keimepithel hervor, aus welchem sich gleichfalls die Ureier der indifferenten Ureierzone bilden. Morphologisch ist zwischen allen diesen Gebilden kein Unterschied aufzufinden; ein solcher existirt nur in physiologischem Sinne, hier aber ist derselbe in Bezug auf die Umwandlung der Ureier in männliche und weibliche Keime freilich durchgreifend. Dem entsprechend ist denn auch der Unterschied in der Bildungsweise des Hodencentralcanals bei Acanthias und Mustelus kein morphologischer, sondern mehr physiologischer Natur, insofern dort die persistirenden Segmentaltrichter zur Herstellung eines solchen benutzt werden konnten, hier aber bei Mustelus derselbe Canal aus einem scheinbar abweichenden Substrat gebildet werden musste, das indessen allen seinen morphologischen Beziehungen nach als identisch mit demjenigen angesehen werden kann, aus welchem sich bei Acanthias in scheinbar verschiedener Weise Centralcanal und Hodennetz bilden.

B IV. Die Vorkeimfalte bei Scymnus lichia. Die männlichen Embryonen von 5,2ctm. Länge, die äusserlich durch die Bauchflossen schon deutlich als Männchen bezeichnet sind, haben eine Keimfalte von etwas plattgedrückter Gestalt mit stumpfer ventraler Kante; ihr Epithel an der medialen Fläche ist niedrig cylindrisch, an der lateralen dagegen sehr hoch und zugleich in der dorsalen Hälfte der Keimfalte stark in Falten gelegt. In der Trichterfurche sind im ganzen Bereich derselben noch die offenen Trichter vorhanden; sie haben nun schon einen stark sagittalen Verlauf genommen, sodass man auf mehreren Durchschnitten hintereinander einen Canaldurchschnitt an der Hodenbasis findet, der vom Keimepithel gänzlich abgesondert ist. Dass dies aber noch kein wirklicher Centralcanal des Hodens sein kann, geht daraus hervor, dass jener Canalquerschnitt lange nicht auf allen Schnitten sichtbar ist und in einigen sogar in die klaffende Trichteröffnung übergeht; von einem Hodennetz ist auch noch keine Andeutung zu sehen. Die Höhe der Genitalfalte ist 0,5mm. Im Keimepithel finden sich an der analogen Stelle, wie beim Weibchen, primäre Ureier in sehr viel geringerer Zahl, wie dort und gar keine Ureiernester. Ob diese hier überhaupt auftreten, kann ich leider nicht entscheiden, da bei den nächst grossen Embryonen von 9ctm. Länge die Verhältnisse vollständig verändert sind.

Statt des cylindrischen Epithels hat nun — bei 9ctm. langen männlichen Embryonen — die Hodenfalte fast ein endothelartiges Plattenepithel, nur hie und da finden sich einige Haufen von cylindrischen Zellen, welche aber nie die Höhe erreichen, wie sie den früher an gleicher Stelle vorhandenen zukam. Nie auch finden sich echte Ureier in demselben. Offene Trichter stehen nur im hintersten Theile der Keimfalte; statt dessen läuft an der Basis ihres Vordertheils ein ganz solider Zellenstrang durch alle Schnitte hindurch und tritt bald mit schmalen gegen die Niere zu verlaufenden Canälen — die nur Segmentalgänge sein können, da sie sich in regelmässigen Abständen wiederholen — in Verbindung, bald mit einem unregelmässigen Netz von Canälen in der Hodenbasis, welches in ein ähnlich gestaltetes, der Hodenfalte selbst angehörendes übergeht. In dieser letzteren liegen eine grosse Zahl schmalkerniger Zellen und dazwischen einzelne grössere mit körnigen runden Kernen, welche sich in Haematoxylin nur schwach färben. Sie sehen ganz aus, wie primäre Ureier. Leider waren die Embryonen nicht gut genug erhalten, um die genaue Lagerungsbeziehung beider zu einander erkennen zu können; es musste unentschieden bleiben, ob sich hier aus den zweifellos vorhandenen Vorkeimketten schon Vorkeimschläuche gebildet hatten oder nicht; primitive Ampullen aber schienen noch vollständig zu fehlen. Darüber indessen lassen die mir in Dauer-

präparaten vorliegenden Objecte nicht den geringsten Zweifel zu, dass sich in diesen mit dem basalen Hodennetz direct verbundenen, mehr oder minder dicken Schläuchen die erwähnten characteristischen 2 Elemente der Vorkeime (und des Ureierepithels) vorfinden: schmalkernige cylindrische und rundkernige grosse helle Zellen. Diese Zellgruppen gehen in breiten Zügen ziemlich nahe an die ventrale Kante heran; hier finden sich nur noch selten solche grosskernige Zellen, statt dessen aber treten schmale, nur von den schmalkernigen Zellen gebildete dünne Zellstränge nach verschiedenen Richtungen bis an das Keimepithel heran und verbinden sich mit diesem letzteren direct. Es liegen in diesen Verbindungszügen so wenig wie in dem äusseren Keimepithel ureierähnliche Zellen und da auch die schmalkernigen ungemein klein und kaum in Gestalt von denen des Stroma's abweichend sind, so erhält man hier niemals so schlagende Bilder von in das Stroma einwandernden Ureiern oder Epithelzellenzügen, wie bei Acanthias oder Squatina; trotzdem kann über die erwähnte Verbindung zwischen dem schmalen Keimepithel und den im Centrum der Vorkeimfalte liegenden Vorkeimketten nicht der mindeste Streit erhoben werden. Nach dem aber, was oben von Acanthias und Mustelus mitgetheilt wurde, kann es ebensowenig einem Zweifel unterliegen, dass jene Vorkeimketten auch bei Scymnus durch Einstülpung zuerst der primären Ureier, nachher der ganz unveränderten Keimepithelzellen in Form von mehr oder minder dünnen Zellsträngen entstehen. Es ist also schon bei 9ctm. Länge die Ureierfalte vollständig zu einer männlichen Vorkeimfalte umgewandelt, während die weiblichen Embryonen gleicher Grösse noch eine ganz unveränderte Ureierfalte aufweisen. In diesem Stadium hat die Vorkeimfalte bereits eine Höhe von mindestens 1,0mm. erreicht; ihr Stroma ist, abgesehen von den wenig zahlreichen Gefässlücken, ganz gleichmässig dicht von gleich grossen schmalkernigen Zellen gebildet.

B V. Bemerkungen über die Vorkeimfalte junger oder erwachsener Thiere. Aus dem Vorausgehenden ist ersichtlich, dass zur Bildung einer gut entwickelten männlichen Vorkeimfalte zweierlei, primär allerdings nicht verschiedene Theile zusammentreten müssen; das aus dem Trichterepithel der Trichterfurche sich entwickelnde basale Hodennetz und die aus dem eingestülpten Ureierepithel entstehenden feineren Samencanälchen und Samenampullen. Diese Vereinigung tritt bei echten Hoden ausnahmslos ein. Da nun nach den ausführlich mitgetheilten Beobachtungen die Vorkeimketten fortwährend in Wachsthum durch Vermehrung ihrer Elemente begriffen sind, so ist klar, dass in ihnen, also in der überall persistirenden Vorkeimfalte, ein unerschöpflicher Speicher gegeben ist für den fortdauernden Ersatz der, in der vorhergehenden Brunst verloren gegangenen Ampullen.

Ausserdem aber scheint die Einwanderung von Ureiern des Keimepithels in die Vorkeimfalte und deren Umbildung in Vorkeimketten noch weit über das embryonale Leben hinaus ausgedehnt werden zu können; denn abgesehen von den jungen (aber doch schon über 60$^{\text{ctm.}}$ langen) Squatina-Männchen (pag. 236 sqq.) finde ich auch noch bei einem Galeus, dessen eigentlicher Hodentheil schon Samenkörperchen in den Ampullen besitzt, hie und da Ureier im Keimepithel, welche einzuwandern scheinen und die in Grösse und Aussehen vollständig mit den in den Vorkeimketten liegenden Ureierähnlichen Zellen übereinstimmen. Wahrscheinlich wird in dieser Beziehung grosse Verschiedenheit obwalten; der Moment, in welchem die Umbildung der Hodenepithelzellen in Ureier und schliesslich nach ihrer Einwanderung in Vorkeimketten aufhört, dürfte bald früher, bald später, je nach den Arten (und vielleicht selbst den Individuen?) eintreten.

Die Vorkeimfalte selbst aber geht nie zu Grunde, ebensowenig die in ihr liegenden gewissermassen embryonalen Elemente, die Vorkeimketten; ihr Wachsthum und ihre Umbildung in Primitivfollikel gehen unausgesetzt oder periodisch bis in das späteste Lebensalter — wie Squatina beweist — vor sich. Und wenn bei der allmäligen Umwandlung des Hodens die ursprünglich wohl überall, bei Squatina und Acanthias ganz zweifellos, äussere Vorkeimfalte sich in eine innere dadurch umwandelt, dass sie mehr und mehr von der zunehmenden Hodenmasse umwuchert wird: so geht sie, wie es scheint, doch erst mit dem Leben des Individuum's zu Grunde, denn selbst bei dem ältesten untersuchten Exemplare (Squatina), bei dem sie schon fast ganz eine innere geworden ist, finden sich in ihr dieselben Vorkeimketten, dieselben Primitivampullen, wie in der äusseren Vorkeimfalte des erwachsenen Embryo's oder jungen Thieres. Da aber durch die Vergleichung der Hoden verschiedener Thiere bewiesen werden konnte, dass immer neuer Ersatz junger Ampullen in den Hoden eintritt an Stelle der zu Grunde gehenden alten, und dieser Nachschub nur aus der Vorkeimfalte her erfolgen kann, so ist damit auch bewiesen, dass die letztere so lange fungiren, d. h. immer neue junge Ampullen bilden muss, als der Hode selbst in Thätigkeit ist.

Das Resultat ist selbstverständlich von grösster Bedeutung für das allgemeine Verständniss der Wachsthumsvorgänge des Hodens bei den Wirbelthieren; es wird dadurch der Werth der bisher namentlich von Seiten der medicinischen Zoologen geübten Untersuchungsmethode in Frage gestellt, die als Grundlage ihrer Deutungen einzelner Funde immer die Thesis (stillschweigend und vielleicht unbewusst, oder gar absichtlich) nahm, es seien die samenbildenden Zellen selbst überall

befähigt, periodisch immer wieder neue Samenkörperchen zu erzeugen. Statt dessen tritt jetzt die Frage zur Untersuchung heran, wo denn bei den übrigen Wirbelthieren Zuwachslinien, wie sie bei den Plagiostomen durch die schmale Vorkeimfalte repräsentirt ist, zu suchen sei. Auf diesen Punct komme ich weiter unten zurück.

Um zu erweisen, dass die Angabe, es fänden sich überall noch bei erwachsenen Thieren echte Vorkeime in den Vorkeimfalten, nicht aus der Luft gegriffen ist, will ich hier noch einige Massangaben über dieselben bei verschiedenen Plagiostomen machen.

Bei Scyllium canicula liegen in der (beim erwachsenen Thiere) halb eingesenkten Vorkeimfalte Zellgruppen von langgestreckt-cylinderförmiger Gestalt von $0{,}05^{mm.}$—$0{,}09^{mm.}$ Länge; die Ureierähnlichen Zellen haben einen mittleren Durchmesser von $0{,}015^{mm.}$; ihr grosser körniger runder Kern füllt die Zelle fast vollständig aus.

Aehnliche Ureiernester — die sich nicht zu Ureierketten verbinden — kommen auch in der Vorkeimfalte von Torpedo und Prionodon vor; die Ureierähnlichen Zellen (die Körnchenzellen) sind bei Prionodon etwa $0{,}022^{mm.}$, bei Torpedo $0{,}028^{mm.}$ im Durchmesser.

Oxyrhina und Galeus haben echte Vorkeimketten, die namentlich bei letzterer Gattung ein sehr typisch ausgebildetes, weitmaschiges Zellennetz aufbauen; die Vorkeimketten von Oxyrhina sind kürzer und dicker und bilden den Uebergang zu den erwähnten Vorkeimnestern. Die grössten Ureier-ähnlichen Zellen haben (bei beiden Gattungen) einen Durchmesser von etwa $0{,}028^{mm.}$

Die Umwandlung der in den Vorkeimnestern und -Ketten liegenden Zellen in die eigentlichen primitiven Ampullen und in die mit ihnen verbundenen und morphologisch identischen, feineren Hodencanälchen geschieht überall in der von Acanthias näher geschilderten Weise. Es ist überflüssig, hier diesen Vorgang noch einmal zu beschreiben. Es muss indessen hervorgehoben werden, dass überall die Entstehung des Hohlraums der Ampulle oder des Samencanälchens, an welchem jene sitzt, bewirkt wird durch Resorption von, im Innern ursprünglich solider Zellmassen liegenden Zellen. Es konnte dies an verschiedenen Formen mit Sicherheit constatirt werden; ganz besonders schlagende Belege aber lieferten hierfür Oxyrhina glauca und Scyllium canicula. Bei Oxyrhina lagen hart an der inneren Vorkeimfalte (Taf. XI Fig. 8), auf diese fast von allen Seiten zustrebend, Gruppen von Ampullentrauben, deren einzelne Ampullen die verschiedensten Umwandlungsstadien zeigten (Taf. XI Fig. 9, 10, 12, 13). In manchen derselben (Fig. 9, 10, 13) fanden sich sternförmige Protoplasma-

massen, bald ohne, bald auch mit deutlichem Kern (Taf. XI Fig. 10 d). Allmälig verschwinden diese; bei noch älteren Ampullen ist der centrale Hohlraum immer vollständig leer. Man wird nicht umhin können, hierin den Beweis der Resorption einer im Centrum liegenden Zelle zu sehen; dass er in der That eine solche sei, beweist Scyllium canicula auf's Schlagendste. Hier finden sich nämlich nicht bloss die gleichen sternförmigen Figuren fast regelmässig in der centralen Höhlung der Ampulle (mit oder ohne Kern), sondern es tritt mitunter sogar noch ein Wachsthum der eingeschlossenen centralen Zelle ein (Taf. XV Fig. 20). Natürlich ist dies nicht normal, sondern pathologisch. Aber die Möglichkeit des starken Wachsthums einer Zelle im Lumen der jungen Ampulle beweist, dass die Höhlung der letzteren überhaupt durch Resorption einer im Lumen gelegenen Zelle entsteht. Der Vorgang ist also hier bei den Ampullen genau derselbe, wie bei den Samencanälchen: es werden central gelegene Zellen resorbirt, um das, von den epithelartig sich anlagernden äusseren Zellen umfasste Lumen zu bilden. Es ist überall der gleiche Vorgang. Die meisten Hohlräume des Urogenitalsystems entstehen durch Aushöhlung solider Zellanlagen; nur die eigentlichen Segmentalgänge und Nierencanälchen scheinen eine Ausnahme zu machen. Für den primären Urnierengang aber und die in der männlichen Keimfalte gelegenen Theile gilt dieser Bildungsmodus durchweg.

Es lässt sich nach den hier ausführlich mitgetheilten Beobachtungen ein wohl im Ganzen allgemein zutreffendes Bild von der Entstehung und Neubildung des Hodens bei Plagiostomen entwerfen.

Wie bei der weiblichen Keimfalte wandern die Ureier des noch indifferenten Keimepithels auch in das Stroma der männlichen Keimfalte ein, sie thun dies früher oder später, je nach den verschiedenen Arten, sodass es bei der einen (Acanthias) zur Anlage von wirklichen Ureiernestern kommt, bei der andern (Mustelus) aber nicht; ausnahmslos aber tritt diese Einwanderung und damit die erste Anlage der Vorkeime viel früher, als beim Weibchen ein. Im Stroma wandeln sich die Ureier-ähnlichen Zellen in Vorkeimketten um; aus diesen entstehen dann Vorkeimschläuche, dann Primitivampullen und ein mehr oder minder grosser Theil des centralen Hodennetzes oder der Hodencanälchen, mitunter selbst (bei Mustelus) der grösste Theil des Centralcanals. Bei andern Arten entsteht dieser letztere, so bei Acanthias, aus der Verwachsung einer grössern Anzahl hintereinander liegender Segmentalgänge; zugleich wachsen diese letzteren in die Hodenfalte hinein (noch vor Ausbildung der Vorkeimketten), um hier den grössten Theil der central gelegenen Hodencanälchen zu bilden. Während in der ursprünglich immer äusseren Vorkeimfalte beständig

neue Primitivampullen gebildet werden, wandeln sich die nächst älteren in der weiter oben genau beschriebenen Weise in echte Samenampullen um und gerathen durch das, von der Basis her die Vorkeimfalte immer mehr umgreifende Wachsthum des Stroma's aus jener heraus in den eigentlichen Hodentheil hinein; schliesslich wird die Vorkeimfalte selbst gänzlich umwuchert und dann können die, von ihrer Vorkeimmasse hervorgebildeten Primitivampullen nach allen Richtungen hin in das umgebende Stroma vorgetrieben werden, während früher ihre Bahn eine ziemlich begränzte war.

Einige Resultate von allgemeinster Bedeutung müssen hier endlich noch einmal scharf hervorgehoben werden. Dadurch, dass an dem Aufbau des Hodens sich die streng segmentweise auftretenden Segmentalgänge betheiligen, ist eine mehr oder minder weit gehende Gliederung des Hodens selbst angedeutet; es wäre daher nicht unmöglich, dass auch noch einmal wirklich vollständig gegliederte Keimdrüsen bei Wirbelthieren aufgefunden würden, deren einzelne Abschnitte der primären Entstehung nach in der That den Metameren des Embryonalkörpers an Zahl entsprächen. Es ist zweitens der Vorgang bei der Ausbildung des Hodens wesentlich verschieden von dem bei der Entstehung des Eierstocks. Bei diesem betheiligt sich ausschliesslich das echte Ureier enthaltende Keimepithel der Keimfalte: dort tritt auch noch ein zweiter aus dem Segmental-Trichterepithel entstandener Theil (das Hodennetz) hinzu, und ausserdem schiebt sich zwischen Ureierstadium und Anlage der primitiven Ampullen noch das, entschieden embryonalen Charakter tragende Stadium der Vorkeimfalte ein. Bei Weibchen bewahrt, wie es scheint, das Eierstocksepithel zeitlebens die Fähigkeit, neue Eifollikel durch Einstülpung zu erzeugen; bei den Männchen verliert das Hodenepithel diese Eigenschaft mehr oder minder früh und es ist die Neubildung der Ampullen ausschliesslich an die zeitlebens in verschiedenster Form und Lage persistirende Vorkeimfalte gebunden. Endlich herrscht ein principieller Gegensatz in der Entstehung der Eifollikel und der Hodenampullen. Dort wird die centrale Zelle zum Ei und es dienen ihr wohl die sie umgebenden Follikelzellen als Nährzellen *(Ludwig)*; hier wird umgekehrt die centrale Zelle resorbirt, gradezu aufgezehrt und die Ausbildung der Spermatozoen ist ausschliesslich an die Umbildung der Follikelepithelzellen gebunden. Das angeführte Beispiel von Scyllium beweist, dass mitunter diese centrale Zelle der Ampulle, durch deren Resorption die letztere ihr Lumen erhält, sich trotzdem erhalten und vergrössern kann; dann liegt mitten im Hoden ein Follikel, welcher scheinbar eine Eizelle umschliesst (Taf. XV Fig. 20).

Alle die hier hervorgehobenen Unterschiede sind indessen nicht

morphologische, sondern nur Verschiedenheiten der Lebensvorgänge eines und desselben Substrats, des Keimepithels. Aus diesem bilden sich die Segmentalgänge und somit auch die Canäle eines grossen Theiles des Hodennetzes; ebenso entstehen aus ihm die Ureier zunächst der indifferenten Keimanlage und somit auch die Eifollikel und die Hodenampullen. Wenn sich nun auch ein gewisser morphologischer Gegensatz zwischen dem Hodennetz und den Samenampullen festhalten liesse, weil jenes zum grossen Theile (aber doch nicht durchweg) aus dem Trichterepithel der Trichterfurche und Segmentalgänge, diese, wie die Eifollikel, aus der Ureierzone der Keimfalte zweifellos hervorgehen: so würde doch jeder Versuch, auch nur eine Spur von Verschiedenheiten zwischen den Ureiern im Keimepithel der indifferenten, doch aber durch die frühere Umbildung des primären Urnierenganges bereits geschlechtlich prädestinirten Keimfalten zu constatiren, kläglich scheitern. Denn von einem Nachweis, einem durch Beobachtung und nicht nach der Methode des „es möchte sein, es ist wahrscheinlich, ich habe nachgewiesen" gelieferten Beweis der morphologischen ursprünglichen Verschiedenheit derjenigen Ureier, welche Eifollikel und der andern, die Hodenampullen liefern sollten, kann nur der Zoologe sprechen, welcher seine eigenen Gedanken oder Phantasien für bessere Beweismittel ansieht, als andern Naturforschern die, der Natur durch ernste Beobachtung entrissenen Antworten zu sein scheinen.

§. 12. Umwandlungen des Vorderendes der Leydig'schen Drüse.

Die Mehrzahl der hier kurz noch einmal zu besprechenden Vorgänge bei der Entstehung und Umbildung der *Leydig*'schen Drüse sind bereits früher, aber ausser Zusammenhang, bald hier bald da, je nach Bedürfniss mitgetheilt worden. Es ist indessen zweckmässig, sie hier zusammenzufassen, um so den Boden für die spätere Vergleichung mit den übrigen Wirbelthieren zu ebnen.

Ursprünglich besteht die *Leydig*'sche Drüse aus einer verschieden grossen Zahl von hintereinander am Urnierengang aufgereihten Segmentaldrüsen. Von diesen betheiligt sich je nach den verschiedenen Arten eine sehr wechselnde Zahl an der, durch die Segmentalgänge bewirkten Vereinigung mit dem Hoden, während sie beim Weibchen nie mit der Keimdrüse in Beziehung treten. Da nun als Nebenhoden diejenigen Canäle bezeichnet werden, welche durch die Umwandlung der Urniere selbst entstehen und so den Hoden mit dem vas deferens in Verbindung setzen: so ist auch derjenige hintere Abschnitt der *Leydig*'schen Drüse, welcher nie mit dem Hoden in Verbindung tritt, also auch nie zum Nebenhoden werden kann, nur als eine Anhangsdrüse des vas deferens zu betrachten,

Man könnte nun jenen vorderen Abschnitt als Geschlechtstheil von dem hinteren Nierentheil unterscheiden; da aber die Zahl der einzelnen, jedem Theil zukommenden Segmentalorgane nicht constant bei den verschiedenen Arten ist, so ist natürlich auch von einer strengen Homologie zwischen dem Geschlechts- und dem Nierentheil der *Leydig*'schen Drüse bei den verschiedenen Arten nicht zu sprechen. Es kommt dazu, dass dieser Gegensatz beim Weibchen nie auch nur in der Andeutung existirt. Eine solche Bezeichnung würde ausserdem leicht zu mehrfachen Unzuträglichkeiten führen, namentlich bei der Vergleichung mit den höheren Wirbelthieren. Ich ziehe es daher vor, den vorderen — bald ganz kurzen, bald recht langen — Abschnitt der *Leydig*'schen Drüse, der beim Männchen zum Nebenhoden wird, als *Nebenhodentheil*, den zweiten hintern Abschnitt als *Nierentheil der Leydig'schen Drüse* zu bezeichnen. Ist jener kurz, so ist dieser lang und umgekehrt, je nachdem nur ein oder viele Segmentalorgane sich in den Nebenhoden umwandeln. Von einer Unterscheidung beider Abschnitte kann natürlich nur beim Männchen die Rede sein.

Der Nebenhodentheil der *Leydig*'schen Drüse erzeugt durch die ihm angehörenden Segmentalgänge, wie oben geschildert, mitunter den Centralcanal des Hodens und dann — zu grösstem Theile — auch das basale Hodennetz. Die Umwandlung der Segmentalgänge in vasa efferentia und in das Hodennetz geht bei den verschiedenen Arten in recht verschiedener Weise vor sich. Bei den Rochen bildet sich nur ein vas efferens aus; es wird sich wohl hier der Canal ebenso anlegen, wie bei Mustelus, wo zweifellos der hinterste grösste Abschnitt desselben nicht aus den 2—3 zu vasa efferentia gewordenen Segmentalgängen hervorgeht. Die Umwandlung der letzteren in vasa efferentia tritt bei Mustelus (Taf. XVI Schema B 5, 8) bei Embryonen von 4,0—5,5$^{\text{ctm.}}$ Länge auf; gleichzeitig damit aber gehen und zwar in unregelmässigster Weise die übrigen Segmentalgänge sowohl der *Leydig*'schen Drüse, wie der eigentlichenNiere zu Grunde. Diese Resorption erfolgt ganz unregelmässig; bei Embryonen von 4,7$^{\text{ctm.}}$ Länge (Schema B 8) finden sich auf den Durchschnitten bald hie bald da noch des Lumens entbehrende Segmentalgänge, welche meist das Peritonealepithel nicht mehr erreichen; schliesslich verschwinden auch diese ganz, ohne dass eine Spur derselben übrig zu bleiben scheint. In ganz ähnlicher Weise werden beim Weibchen die Segmentalgänge zurückgebildet; auch hier bleiben die vordersten 3—5 (Taf. XVI Schema B 6, 7) länger bestehen und in Verbindung mit dem Epithel der Trichterfurche, als die übrigen, sodass also auch hier die Möglichkeit der Ausbildung rudimentärer Hoden vorliegt. Indessen scheinen bei Mustelus auch diese letzten, in ihrer Stellung offenbar den männlichen vasa efferentia homologen Segmentalgänge

gänzlich zu verschwinden; denn bei älteren Embryonen oder erwachsenen Thieren habe ich nie in der Basis der weiblichen Genitalfalte Canäle oder Cysten gesehen, welche ihrer Structur und Lage nach auf die Segmentalgänge zu beziehen wären.

Bei Acanthias bleiben hinter der Keimfalte alle Segmentalgänge bei beiden Geschlechtern in typischer Form bestehen; auch auf der Genitalfalte behalten die hintersten 2—3 ihre Trichter, obgleich diese nach vorne hin kleiner werden (s. § 1). Die vordersten 6—8 Segmentalgänge gehen indessen auch hier ganz zu Grunde oder wandeln sich beim Männchen auf die oben beschriebene Weise in die vasa efferentia und den centralen Hodencanal, beim Weibchen aber in rudimentäre, im Mesovarium liegende ganz unregelmässig gewordene Canäle um (s. Taf. V Fig. 8, 9, 10). Aehnlich, wie Acanthias werden sich wohl auch alle diejenigen Arten verhalten, deren vasa efferentia in grösserer Zahl vorhanden sind (Scymnus, Centrina, Squatina etc.), während sich andre Gattungen theils an Mustelus (Galeus, Prionodon etc.), theils an die Rochen (Scyllium, Pristiurus) anschliessen.

Dieser Gegensatz in der Umbildung der Segmentalgänge an der Hodenbasis scheint nun mit einem andren Hand in Hand zu gehen. Es bildet sich nemlich am Innenrande der Niere durch Sprossung und Verwachsung der Segmentalgänge vor ihrer Insertion an das primäre *Malpighi*'sche Körperchen ein Canal beim Männchen aus, den ich als *Nierenrandcanal* oben bezeichnet habe (pag. 306). Ich habe denselben bei Acanthias, Centrina (Taf. XV Fig. 13) und Mustelus (Taf. IX Fig. 8) gefunden. Bei Centrina ist er ziemlich lang und vereinigt mindestens 7 Segmentalgänge; aber von diesen letzteren stehen nur 5 mit dem Hodennetz in Verbindung. Dort nun, wo diese letzteren sich an den Nierenrandcanal ansetzen (Taf. XV Fig. 13 sg_1—sg_5) findet sich jedesmal ein typisch ausgebildetes *Malpighi*'sches Körperchen, mit dem aber nun nicht mehr, wie ursprünglich, nur 2 Canäle verbunden sind (Taf. XV Fig. 14), sondern 3. Einer dieser letzteren ist derjenige Ast des Nierenrandcanals, welcher die Verbindung mit dem nächstfolgenden Segmentalgang zu besorgen hat. An den Stellen aber, wo sich an den Nierenrandcanal die hinteren, blind gegen den Hoden hin endenden Segmentalgänge ansetzen, fehlen diese *Malpighi*'schen Körperchen (Taf. XV Fig. 13 sg_7) vollständig. Auch bei Mustelus (Taf. IX Fig. 8, 10) findet genau dasselbe Verhältniss statt; da aber hier nur 2 (oder 3) Segmentalgänge zu vasa efferentia umgewandelt werden, so stehen hier am kurzen Randcanal der Niere auch nur 2 oder 3 *Malpighi*'sche Körperchen. Diese aber sind typisch ausgebildet (Taf. IX Fig. 10).

Anders scheint das nun bei jenen Formen zu sein, denen nur ein einziges vas efferens zukommt (Rochen, Scyllium, Pristiurus etc.). Bei diesen bildet sich kein Nierenrandcanal aus, und das primäre *Malpighi*'sche Körperchen fehlt an dem einzigen als vas efferens fungirenden Segmentalgang immer; es fragt sich, ob dasselbe rückgebildet oder bei der Entwickelung überhaupt gar nicht angelegt wurde. Beides ist möglich.

Bei den Männchen aller Formen aber scheint die Zahl der *Malpighi*'schen Körperchen innerhalb des Nebenhodentheils der *Leydig*'schen Drüse immer nur eine geringe zu sein; in vielen Fällen bildet sich zweifellos (Mustelus, Centrina) neben dem primären kein secundäres aus, in andren Arten wieder (Scymnus, Acanthias) findet sich eine Bildungsblase und dem entsprechend auch eine grössere Zahl von solchen Körperchen. Nie aber nehmen sie so zu, wie im hinteren Abschnitt der *Leydig*'schen Drüse, oder der eigentlichen Niere selbst.

Trotzdem kann natürlich hier bei den Männchen von einer Rückbildung der Urniere nicht die Rede sein; es bleibt nur das vordere Nebenhodenende auf einer früheren Ausbildungsstufe stehen und es entwickelt sich dasselbe sogar durch den mitunter auftretenden Nierenrandcanal in eigenthümlicher Weise weiter.

Bei den Weibchen dagegen ist dies Verhältniss grade umgekehrt. Hier tritt in der That eine mehr oder minder vollständige Rückbildung ein im vorderen Theil der *Leydig*'schen Drüse, obgleich sie ursprünglich genau so angelegt wurde und auch eine Zeitlang wuchs, wie beim Männchen. In der Regel sind hier die vordersten *Leydig*'schen Knäuel gänzlich verschwunden (Rochen); oder sie bleiben bestehen, verlieren aber ihre *Malpighi*'schen Körperchen; dann können ihre Knäuel klein bleiben (Scyllium, Chiloscyllium etc.) oder auch wachsen und eigenthümlich ihre Gestalt und Lage verändern (Scymnus lichia). Selten nur bleiben die *Malpighi*'schen Körperchen als einfache Blasen bestehen, noch seltner finden sich in ihnen Spuren der Gefässknäuel. Die hierdurch bezeichneten Veränderungen (s. § 3 A) lassen keine strenge Homologie mit denen des männlichen Nebenhodentheils erkennen; es greift die Rückbildung des Vorderendes der *Leydig*'schen Drüse vielmehr häufig weiter nach hinten über, als der Nebenhodentheil beim Männchen. Von wesentlicher Bedeutung, namentlich bei der allgemeinen Vergleichung ist indessen dieser Gegensatz nicht. Wichtig in dieser Beziehung ist zunächst die Theilung der *Leydig*'schen Drüse in einen vorderen Nebenhodentheil — der beim Weibchen immer rudimentär wird — und in einen hinteren Nierentheil

welcher bei beiden Geschlechtern sich gleichmässig weiter entwickelt und nur eine Anhangsdrüse des *Leydig*'schen Ganges (beim Männchen des Samenleiters) darstellt. Zweitens ist von Bedeutung, dass auch der Nebenhodentheil gebildet wird aus einzelnen, ursprünglich getrennten und nur secundär durch den Urnierengang oder den Nierenrandcanal mit einander in Verbindung gesetzten Segmentaldrüsen, deren jede die ihr typisch zukommenden Theile aufweist. Bei der Untersuchung der Frage nach den Homologieen der rudimentären Theile des Urogenitalsystems der höheren Thiere wird man alle diese einzelnen Abschnitte gesondert zu betrachten haben, da eine Homologisirung in Bausch und Bogen unstatthaft ist, wenn sich nachweisen lässt, dass auch die Urniere der übrigen Wirbelthiere entsteht durch Verwachsung derselben Segmentalanlagen, wie solche bei den Plagiostomen höchst characteristisch und typisch auftretend erkannt wurden.

Anhangsweise will ich hier zum Schluss noch einige Bemerkungen über andere Organe beifügen, welche nur indirect mit den in der vorliegenden Arbeit behandelten allgemeinen Fragen zusammenhängen.

Die *Nebennieren* sind, wie schon aus der Darstellung von *Leydig* ersichtlich ist, in innigste Beziehung zu den Nieren durch ihre Lagerung in oder neben diesen gebracht, obgleich sie bekanntlich sonst mit ihnen in keinem Zusammenhange stehen. Sie entstehen denn auch vollständig unabhängig von ihnen als isolirte, segmentweise auftretende Zellgruppen des Mesoderms zwischen den Schlingen der Segmentalorgane (Taf. XIII Fig. 6 x); nur am vordern Ende greifen sie über diese hinaus und treten bis dicht an den Herzbeutel heran. Wie weit sie sich hier erstrecken, weiss ich nicht, da ich absichtlich jede nicht streng zur Sache gehörige Beobachtung vermied. Es genügt, constatirt zu haben, dass diese Nebennieren aus dem Mesoderm selbst und zwar als segmentirte Organe zu einer Zeit entstehen, zu welcher von den Segmentalorganen erst die einfachsten Segmentaleinsenkungen vorhanden sind. Man muss sich natürlich sehr vorsehen, sie nicht als Theile der Niere zu deuten, da namentlich in den frühesten Stadien eine Verwechselung leicht möglich ist. Später indessen ist es nicht schwer, sie überall, selbst mitten in den Knäueln der Harncanälchen, zu erkennen; denn sie haben niemals ein Lumen, ihre Zellen sind gross, polyedrisch oder rundlich und ganz unregelmässig geordnet; sie sind äusserlich von einer deutlichen bindegewebigen Hülle umgeben und die zweierlei Arten von Zellen, wie *Leydig* sie überall bei den Nebennieren nachgewiesen hat, sowie die Blutgefässschlingen sind gleichfalls schon recht früh (bei Embryonen von 4—6$^{ctm.}$ Länge) sehr deutlich zu erkennen.

In meiner ersten Arbeit habe ich mich nur zweifelnd über diese ersten Anlagen ausgesprochen, da ich damals aus eigener Anschauung die Nebennieren der erwachsenen Plagiostomen nicht kannte. Ich kann nun versichern, dass in der That, wie *Meier*[1]) vermuthet, der früher mit y bezeichnete Zellkörper (Taf. III Fig. 12) die von *Retzius* sogenannte Nebenniere ist, d. h. also der hintere unpaare Abschnitt derselben; die mit x bezeichneten Zellkörper, welche (Taf. III Fig. 3, 4, 6, 7 etc.) nicht durch alle Schnitte hindurchgehen, und die (entgegen meiner früheren Angabe) nicht verschwinden, sind, wie *Meier* gleichfalls mit Recht schon andeutet, die von *Leydig* entdeckten und von ihm mit den hinteren Körpern (y) und den sogenannten Axillarherzen vereinigten mittleren Abschnitte der Nebennieren.

Der *subchordale Strang,* den ich in meiner ersten Arbeit kurz beschrieben habe (Taf. III Fig. 1—7 hyp), findet sich auch bei Mustelus und Scyllium; bei beiden Gattungen geht er sehr früh zu Grunde, während er bei Acanthias noch bei ziemlich grossen Embryonen zu erkennen ist. Aber auch hier verschwindet er schliesslich vollständig. Seine Bedeutung ist mir nach wie vor räthselhaft geblieben; auch habe ich mir, ehrlich gestanden, nicht viel Mühe gegeben, ihn in der Thierreihe zu verfolgen, da er zunächst für die hier behandelte Frage von vollständiger Werthlosigkeit ist. Sein frühes Verschwinden lässt vermuthen, dass in ihm ein Organ verloren gegangen sei, welches in entwickelterer und functionell bedeutenderer Art wohl noch am ehesten bei den Anneliden wiederzufinden sein dürfte.

Dieselben Schnittreihen, an denen ich die Entwickelung des Urogenitalsystems studirte, haben mir auch Resultate über die Entstehung der *Seitennerven* geliefert, die mit den von *Götte* an der Unkenlarve gewonnenen in vollständigster Uebereinstimmung stehen. Dieser eifrige Forscher hat in seinem grossen Unkenwerk bekanntlich nachgewiesen, dass der nervus lateralis direct aus dem Ectoderm hervorgeht. Ganz die gleiche Entstehung des Seitennerven ist bei Haiembryonen ungemein leicht zu constatiren; wenn er am Vorderende sich schon vollständig vom Ectoderm abgeschnürt hat und zwischen die Muskel gerathen ist, liegt er noch in der Mitte des Körpers dem Ectoderm hart an, am hintern Körperende hat er sich sogar noch nicht einmal vollständig aus dem Ectoderm abgegliedert. Genau ebenso schreitet die Ausbildung der Seitenlinie und ihrer Organe von vorn nach hinten ganz allmälig fort. Ich behalte mir genauere Mit-

[1]) Sitzungsber. d. Naturf.-Ges. zu Leipzig 1875 p. 41.

theilungen über die Entstehung der Seitenlinie bei Haien für spätere Zeit vor; hier kam es mir nur darauf an, zu constatiren, dass der Seitennerv genau wie das Centralnervensystem aller Thiere direct durch Verdickung des Ectoderm's und allmälige Umwandlung seiner zelligen Elemente in Fasern entsteht. Diese Thatsache, in Verbindung mit den jetzt schon vorliegenden Beobachtungen über die Bildungsweise anderer Theile des Nervensystems zeigt, dass die Entstehung direct aus dem Ectoderm heraus in keiner Weise ein, für das Centralnervensystem (Rückenmark und Gehirn der Wirbelthiere, sogenanntes Bauchmark und Gehirn der Gliederthiere) typisch und ausschliesslich characteristischer Vorgang ist. Die allgemeinste Bedeutung des so gewonnenen wichtigen Resultats kann allerdings erst an einem andern Orte erörtert werden.

III. Abschnitt.

Die allgemeinen Beziehungen des Urogenitalsystems der Wirbelthiere.

§ 14. Vergleichung des Nierentheils des Urogenitalsystems der Plagiostomen mit dem der Wirbelthiere.

Der typische Bau des Urogenitalsystems der Plagiostomen ist, wie wir gesehen haben, ein sehr einfacher und gleichförmiger. Nur beim Weibchen (und auch beim Männchen der Chimaera) wird der primäre Urnierengang seiner ganzen Länge nach gespalten in Tube (*Müller*'schen Gang) und *Leydig*'schen Gang (*Wolff*'schen Canal?); bei den männlichen Rochen und Haien kommt es nie zur Ausbildung einer echten Tube, und die mitunter (bei Acanthias und Scymnus) vorhandenen Rudimente stehen niemals ursprünglich miteinander in Zusammenhang. Das vordere Trichterende des primären Urnierenganges bleibt ausnahmslos bestehen; beim Weibchen wird es zum Tubentrichter, beim Männchen setzt es sich fort in eine ganz kurze Tube, welche immer (Chimaera allein ausgenommen) vor der Niere blind endigt. Der beim Männchen von vielen Gattungen näher beschriebene Uterus masculinus ist bei Mustelus, Scyllium und Acanthias sicherlich kein Rudiment einer im Embryonalstadium durch Abspaltung aus dem primären Urnierengang entstandenen Tube; es musste weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, ob er den ihm wegen seiner Lage und Verbindungsweise im erwachsenen Thier einstweilen gelassenen Namen mit Recht verdient. Die Niere, welche durch Vereinigung von Segmental-

organen mit dem primären Urnierengang entsteht, und ihrer Beziehungen zum Urogenitalapparat wegen zum Theil mit der Urniere der höheren (amnioten) Wirbelthiere zu homologisiren ist, gliedert sich überall in 2 hinter einander liegende Abtheilungen: die *Leydig*'sche Drüse und die eigentliche Niere. Die Ausführgänge dieser beiden verhalten sich überall gleich. Der vordere Abschnitt oder die *Leydig*'sche Drüse bleibt bei Männchen, wie bei Weibchen bestehen; bei jenen wird er (zum Theil) zum Nebenhoden, sein Ausführgang zum vas deferens; beim Weibchen tritt immer eine, wenngleich oft unbedeutende Verkümmerung desselben ein. Der hintere Theil des *Leydig*'schen Ganges nimmt niemals mehr Harncanälchen aus den Segmentaldrüsen auf; beim Männchen wird er zur gekammerten, unteren Samenblase, beim Weibchen bleibt er einfach. Der hintere Abschnitt der Niere endlich, die eigentliche Niere, isolirt sich fast vollständig von der *Leydig*'schen Drüse; nur der unterste Abschnitt seines (einfachen oder mehrfachen) Harnleiters mündet direct in das untere Ende des *Leydig*'schen Ganges ein. Beim Weibchen tritt nie eine Verbindung zwischen Keimfalte und den Tuben ein; die in die Leibeshöhle fallenden Eier müssen durch die Tubentrichter aufgenommen werden. Dem entsprechend gehen denn auch meistens im Bereich der weiblichen Keimfalte die Segmentaltrichter und Segmentalgänge zu Grunde; Rudimente derselben lassen sich indessen mitunter erkennen, so namentlich bei Hexanchus, wo ein echtes rete vasculosum in der Basis der Eierstocksfalte zu finden ist. Beim Männchen findet eine Verbindung der Vorkeime der Genitalfalte mit dem, aus den Trichtern oder Segmentalgängen hervorgehenden Hodennetz statt und so werden die bestehen bleibenden Segmentalgänge zu vasa efferentia des Hodens. Die Genitalfalte endlich entwickelt sich zur männlichen oder weiblichen Keimfalte nur in der vorderen Hälfte der Leibeshöhle.

Nach dieser kurzen Recapitulation der wesentlichsten, in den beiden ersten Abschnitten festgestellten Puncte gehe ich über zur Vergleichung der Niere der Plagiostomen mit derjenigen der übrigen Wirbelthiere.

A. Die mit Amnion sich entwickelnden Wirbelthiere (Amniota). Das ausgebildete Urogenitalsystem der 3 höheren Wirbelthierclassen (Säugethiere, Vögel und Reptilien) zeigt eine unverkennbare, grosse Uebereinstimmung mit dem der Plagiostomen. Der Eileiter, welcher aus dem *Müller*'schen Gang entsteht, ist in seiner ganzen Länge mit Ausnahme des untersten Endes vom Ausführgang der Urniere getrennt; sein Ostium abdominale oder der Tubentrichter mündet in die Leibeshöhle und nimmt die in diese fallenden reifen Eier auf; eine wirkliche Verbindung zwischen ihm

und dem Eierstock findet nie statt, wenn auch mitunter der letztere so sehr an den Tubentrichter herangerückt liegt, dass er von diesem fast ganz umfasst zu sein scheint. Beim Männchen fungirt diese Tube nicht, doch bleibt sie häufig in Rudimenten bestehen und es ist wohl sicherlich der bei Säugethieren nachgewiesene Uterus masculinus entstanden aus dem untersten Ende derselben; hier tritt statt dessen der Ausführgang der Urniere in Beziehung zum Hoden, er wird vas deferens — wie bei den Haien — und die vordersten Schläuche der Urniere werden zum Nebenhoden, in den sich die meist in grösserer Anzahl vorkommenden vasa efferentia ergiessen. Diese lösen sich an der Basis des Hodens in ein rete vasculosum auf, aus dem erst — genau wie bei Plagiostomen — die graden und gewundenen Samencanälchen, welche letztere den Hodenampullen der Haie zu vergleichen sind, entspringen. Rudimente der Urniere sowohl, wie ihres Ausführganges bleiben beim Weibchen oft bestehen (*Gärtner*'sche Canäle, Nebeneierstock). Nur in Bezug auf das unterste Ende herrscht zum Theil Divergenz zwischen den höheren Wirbelthieren und den Plagiostomen: bei jenen (Säugethiere) bildet sich ein Urogenitalsinus aus durch spätere Verwachsung der ursprünglich in beiden Geschlechtern getrennt nebeneinander bestehenden *Müller*'schen und *Wolff*'schen Gänge, bei diesen bleibt die Trennung constant (bei den Weibchen) oder sie tritt nie ein (bei den Männchen). Indessen schliessen sich hier die amnioten Wirbelthiere mit Cloakenbildung eng an; auch bei den Reptilien und Vögeln findet genau dasselbe Verhältniss beim Weibchen statt, wie bei den Plagiostomen.

Der Bildungsvorgang ist indessen, wenn man bis auf die ersten Anlagen zurückgeht und nur die für jetzt vorliegenden Untersuchungen in Betracht zieht, ein in manchen Beziehungen recht sehr verschiedener. Nur fragt es sich, ob dieser Unterschied nicht ein vielleicht blos willkürlich aufgestellter sei. Es geht bekanntlich beinahe durch alle Lehrbücher der Zoologie und Entwicklungsgeschichte, sowie durch fast sämmtliche Specialarbeiten der Gedanke als leitende Richtschnur hindurch: es seien *Müller*'scher Gang (oder Eileiter) und *Wolff*'scher Canal (oder Samenleiter) genetisch auseinander zu halten; der letztere solle als Urnierengang auftreten und zwar viel früher, als der sehr spät erscheinende *Müller*'sche Gang. Ganz anders ist dies bei Plagiostomen; hier sind beide Canäle Differenzirungen oder Umwandlungen eines und desselben Canales, des primären Urnierenganges; der letztere ist also weder dem *Müller*'schen Gang zu vergleichen — obgleich er ursprünglich den Tubentrichter trägt — noch auch dem *Wolff*'schen Canal, da er ja nicht in seiner Totalität, wie dieser, in den Samenleiter übergeführt wird.

A I. Müller'scher und Wolff'scher Gang. Ohne erneute, speciell auf diesen Gegensatz gerichtete Untersuchungen kann man, namentlich momentan, nicht zur Klarheit kommen. Es wird nämlich die Entscheidung grade jetzt wesentlich erschwert durch den Widerstreit der Meinungen, welcher in Bezug auf die erste Entstehung des *Wolff*'schen Ganges herrscht. Nach den Einen soll dieser letztere als ursprünglich solider Zellstrang in der Mittelplatte entstehen, nach anderen durch Einstülpung vom Peritonealepithel oder auch den Mittelplatten her gebildet werden. Für jene Ansicht stehen Beobachter ein, wie *Remak*, *Rathke*, *Bischoff*, *Kölliker* u. A.; ihre Widersacher sind *His*, *Hensen*, *Waldeyer* und *Romiti*. Die beiden ersten der zweiten Gruppe haben sich über diesen Punct eigentlich nur beiläufig ausgesprochen; *His*[1]) hat sogar einen wesentlichen Theil der früher von ihm gemachten Angaben zurückgenommen und *Hensen*[2]) hat, soviel mir bekannt, diesen Punct nicht weiter verfolgt, und seine Annahme genauer begründet. *Waldeyer*[3]) dagegen spricht sich mit grösster Entschiedenheit gegen die frühere Ansicht aus, als entstände die Lichtung des Urnierenganges durch Aushöhlung in einem soliden Zellstrang; diesen letzteren, dessen Querschnitt er als Urogenitalhügelchen (l. c. pag. 113 etc.) bezeichnet, lässt er durch Verwachsung mit einer zweiten, aus den Seitenplatten sich bildenden Leiste, die zwischen beiden gelegene Furche zu einem der Länge nach verlaufenden Canale abschliessen. Dieser soll der Urnierengang sein. Es entsteht hiernach das Epithel desselben aus der Vereinigung zweier (wenigstens für *Waldeyer*) principiell verschiedener Gewebe; denn der Urogenitalhügel soll aus dem Axenstrang und aus dem Ectoderm herstammen, die Seitenplattenwölbung dagegen gehört den Seitenplatten, also dem Mesoderm, an. Dies ist schon befremdend. Noch auffallender ist indessen die weitere, auch scharf von *Waldeyer* ausgesprochene Folgerung, dass „der Einstülpungsvorgang von der oberen dem Hornblatte zugekehrten Fläche ausgehe und zwar im Gegensatze zum *Müller*'schen Gange, der sich aus einer Einstülpung von der inneren (peritonealen) Fläche der Mittelplatten her entwickelt“ (l. c. p. 116). Nun kommt *Romiti*[4]) und behauptet gleichfalls die Entstehung desselben Canales durch Einstülpung oder Schluss einer mehr oder minder langen Rinne; aber er lässt diese im schroffsten Gegensatz zu *Waldeyer* nicht

---

1) *His*, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

2) *Hensen*, Embryologische Mittheilungen. *Schultze*'s Archiv Bd. 3. 1867.

3) *Waldeyer*, Eierstock und Ei. p. 108. 109.

4) *Romiti*, Bau und Entwicklung des Eierstockes und des *Wolf*'schen Ganges. *Schultze*'s Archiv 1873 pag. 202 Taf. XIII Fig. 1, 2.

gegen das Hornblatt, sondern in die Pleuroperitonealfalte geöffnet sein. Eine Versöhnung zwischen beiden Beobachtungen und Deutungen ist undenkbar; nur eine der beiden kann richtig sein, ebenso gut wäre es aber auch möglich, dass sie beide falsch seien.

Diesen Unsicherheiten gegenüber stehen die verschiedenen übereinstimmenden Angaben älterer und neuerer Embryologen: dass der Urnierengang in Form eines soliden Zellstranges (*Waldeyer's* Urogenitalhügel) zuerst auftrete, seine Höhlung sich erst später in ihm bilde. *Waldeyer's* Behauptung ist hiermit ebenso unvereinbar, wie mit der *Romiti*'schen; es bleibt somit nur zu untersuchen, ob *Romiti* wirklich zuerst den richtigen Vorgang erkannt habe, oder nicht. Nun muss ich bekennen, dass ich weder in seiner Beschreibung, noch in seinen Abbildungen den Beweis dafür finde. Dass das Vorhandensein einer auf 3 Schnitten sichtbaren Spalte, welche sich dann in einen längeren und schliesslich zu einem soliden Strang werdenden Canal fortsetzt, noch keinen Beweis für die Entstehung dieser letzteren durch Einstülpung abgiebt, liegt auf der Hand; ich erinnere nur an die Beobachtung von *Balfour,* dass das ursprünglich blinde, angeschwollene Ende des primären Urnierenganges bei Haien sich seine Trichteröffnung mittels Durchbruch in die Pleuroperitonealhöhle hinein bildet. Könnte nun die Spalte, welche *Romiti* gesehen haben will, und die er als Anfang des *Wolff*'schen Ganges deutet, nicht ebensogut secundär erst von dem ursprünglich ganz soliden, dann hohl gewordenen Urnierengange aus in die Pleuroperitonealhöhle hinein durchgebrochen sein? Seine Durchschnittsbilder machen dies wahrscheinlich, denn sie sind (trotz der Angabe der übereinstimmenden Bebrütungsstunden) sicherlich viel späteren Stadien entnommen, als diejenigen, in welchen nach *Waldeyer* sowohl, wie nach *Kölliker* und Anderen die wirklich erste Anlage des Urnierenganges auftritt. Auch die von *Romiti* herangezogenen Beobachtungen von *Götté* und *Rosenberg* beweisen gar nichts; denn diese sind an amnionlosen Thieren gemacht, bei welchen der primäre Urnierengang in keiner Weise mit dem *Wolff*'schen Gange der Amnioten zu vergleichen ist — vorausgesetzt, dass die bisherige Lehre vom principiellen Gegensatz des *Wolff*'schen und *Müller*'schen Ganges bei den Amnioten richtig sei.

Dieser Punct aber ist für das allgemeine Verständniss des Urogenitalsystems der Wirbelthiere von einschneidendster Wichtigkeit. Entweder entstehen, wie man annimmt, beide Canäle isolirt von einander: dann ist von einer strengen genetischen Homologie zwischen ihnen und den physiologisch gleichen Canälen bei den Plagiostomen nicht die Rede; oder sie stehen doch, wie einzelne Beobachter (*Thiersch, Dohrn, Meckel, Rathke*) angenommen haben, in genetischer Beziehung zu einander: dann bliebe zu

untersuchen, in welcher Weise eine Vergleichung zwischen ihrer Entstehung und Umbildung und der jetzt endgültig für Plagiostomen festgestellten zu wirklichen Homologien führte.

Es handelt sich dabei zunächst um eine kritische Vergleichung der Angaben über die Entstehung des *Müller*'schen Ganges, wobei einstweilen diejenigen ausgeschlossen bleiben müssen, welche sich auf Canäle bei amnionlosen Thieren beziehen, die (mit Recht oder Unrecht) den *Müller*schen Gängen der Amnioten von den Autoren verglichen worden sind. Ehe nämlich diese letzteren in Bezug auf ihre morphologische Uebereinstimmung mit den analogen der höheren Wirbelthiere untersucht werden können, muss innerhalb der Amniotenreihe selbst die Terminologie festgestellt werden, da man sonst leicht wieder neue Unklarheiten in das Gebiet würde tragen können, das jetzt endgültig aufzuklären, genügende Hülfsmittel vorhanden zu sein scheinen.

Angenommen, es bewahrheitete sich der erste und bis jetzt wohl ziemlich allgemeingültige Satz von der völlig isolirten Entstehung des *Müller*'schen vom *Wolff*'schen Gange: so wäre damit die Möglichkeit der Homologisirung zwischen den ausführenden Geschlechtswegen der Plagiostomen und der Amnioten in genetischer Beziehung einstweilen ausgeschlossen. Es würde sich dann darum handeln, nachzuweisen, dass im Grunde doch die Trennung beider Canäle nach Zeit und Raum ihrer Entstehung nur eine Weiterbildung des, schon bei den Plagiostomen erkennbaren Typus sei; ein Nachweis, der morphologisch nur dadurch geliefert werden könnte, dass man zeigte, wie schon unter den amnionlosen die gleiche Trennung angedeutet, oder bei gewissen Amnioten dieselbe Trennung doch noch nicht ganz vollständig geworden sei. Wäre aber in der That der Eileiter aller höheren Wirbelthiere ein in jeder Beziehung und bei allen Formen selbständiges, ganz anfänglich schon und durchaus vom *Wolff*'schen Gang getrenntes Gebilde, so könnte er nicht morphologisch identisch sein mit dem Eileiter der Plagiostomen, trotz gleicher Function, da dieser letztere entschieden durch eine Umbildung des primären Urnierenganges entstanden ist. Bei den Amnioten aber ist nach der herrschenden Anschauung der *Wolff*'sche Gang auch der Urnierengang; dann wäre er aber auch nicht dem *Leydig*'schen Gang morphologisch gleich, da dieser, trotz identischer Veränderung und Beziehung zur männlichen Keimdrüse, doch nicht durch directe Umwandlung des Urnierenganges, sondern aus ihm durch theilweise Spaltung und Abschnürung einzelner Abschnitte entsteht. In solchem Falle würde man die technischen Ausdrücke: *Müller*'scher und *Wolff*'scher Canal ausschliesslich auf die Amnioten anzuwenden, dagegen für die niederen Wirbelthiere gänzlich fallen zu lassen haben.

Da die Möglichkeit dieses Resultats, trotz äusserster Unwahrscheinlichkeit, doch nicht ganz auszuschliessen ist, habe ich es auch für zweckmässig gehalten, den Canal, welcher bei männlichen Plagiostomen als Harnsamenleiter fungirt, nicht — wie es nahe gelegen hätte — als *Wolff*'schen Gang zu bezeichnen, sondern ihm einen neuen Namen zu geben. Aus später ersichtlich werdenden Gründen würde es sich aber auch dann empfehlen, diese Namen bei den Anamniota beizubehalten, den des *Wolff*'schen Ganges auf die Amniota zu beschränken, wenn es möglich sein sollte, und, wie ich überzeugt bin, bald geschehen wird, zu zeigen, dass doch beide Canäle direct und morphologisch miteinander vergleichbar wären.

Nähme man aber an, es seien doch die hier hervorgehobenen Gegensätze in der Entstehung der Eileiter und Samenleiter bei den Formen der zwei grossen Wirbelthiergruppen zu versöhnen, so könnte dies, wie schon bemerkt, nur durch den Nachweis geschehen, dass doch bei einigen Arten wenigstens der echte *Müller*'sche Gang und der *Wolff*'sche Gang entstanden seien durch eine, wie auch immer geartete Umbildung eines vor ihnen bestandenen primären Urnierenganges. Damit aber wären wir zur Untersuchung des zweiten Punktes gelangt: ob denn überhaupt die Ansicht von der genetischen Verschiedenheit beider Canäle gerechtfertigt sei, und welcher Art die sich ergebenden Homologien sein würden, vorausgesetzt, dass sie wirklich zu einander in genetischer Beziehung stünden.

Meine Ansicht, die ich gleich voranstellen will, ist die: dass in der That *Müller*'scher und *Wolff*'scher Canal nicht ganz unabhängig von einander sind, und dass sie wirklich nur als weitere Differenzirungen eines gemeinsamen, primären Urnierenganges richtig zu verstehen sein werden. Es liegt in der Natur der Sache — da nicht Jeder Alles selbst untersuchen kann, — dass einstweilen für diese Ueberzeugung fast nur Combinationen und Hypothesen in's Feld zu führen sind; aber die Wahrscheinlichkeit der letzteren gewinnt, wenn durch sie nicht bloss Verständniss für bisher Unverstandenes eröffnet, sondern dies auch angebahnt werden kann, ohne wirkliche Beobachtungen als thatsächliche Beobachtungsfehler nachweisen zu müssen. Bisher lag diese Möglichkeit nicht vor; und wenn trotzdem mitunter — so z. B. in einer bekannten anatomischen Zoologie — die gleiche, oder ähnliche Auffassung vertreten wurde, dass *Müller*'scher und *Wolff*'scher Gang nur Umbildungen eines primären Urnierenganges seien: so beruhte dies nicht auf der damals schon vorhandenen Möglichkeit einer wirklichen, durch Beobachtungen gegebenen Aufklärung über die Entstehung jener aus diesen letzteren. Denn einer solchen Erklärung standen bis jetzt alle Thatsachen entgegen; von der Möglichkeit

einer Identificirung der *Müller*'schen Gänge der Amnioten mit irgend welchen anderer amnionloser Thiere zu sprechen, hiess den bis dahin bekannten Thatsachen gradezu im Interesse einer subjectiven Auffassung Gewalt anthun. Nach den bis jetzt vorliegenden, zur Geltung gekommenen Beobachtungen haben Eileiter und Samenleiter der Amnioten nichts miteinander zu thun; sie trotzdem durch die miteinander zeitlebens mehr oder minder weit verbundenen Eileiter und Samenleiter der Amphibien erklären und zwar ohne Ausfüllung der vorhandenen Lücken durch Beobachtungen erklären wollen, zeugt wohl von genialer Vorahnung des wirklich Richtigen, nicht aber von ruhig bewusstem Fortschreiten auf klar und scharf umgränzter Bahn. Wunder nehmen kann es dann freilich nicht, wenn trotz einzelner richtiger, aber nur instinctiv erfasster Ausblicke doch der klare Einblick verhindert und durch die mannichfachsten Unklarheiten, welche nicht genügendes Argumenten-material nothwendig herbeiführen muss, verschleiert wird.

Jetzt indessen liegt die Sache anders. Nun durch mich zuerst der wirkliche Entwicklungsvorgang der ausführenden Geschlechtscanäle bei Plagiostomen endgültig erkannt worden ist — was bisher bei keinem Wirbelthier der Fall war —, wird es auch an der Zeit sein, von dem so gewonnenen Standpunct aus die bislang vorliegenden Beobachtungen und Deutungen über den gleichen Vorgang bei anderen Wirbelthieren kritisch zu beleuchten.

Es sind dabei 3 Fälle als möglich in's Auge zu fassen. Entweder entstehen *Müller*'scher und *Wolff*'scher Gang bei den Amnioten gänzlich unabhängig von einander; dann bestünde zwischen ihnen und den, gleicher Leistung dienenden Canälen bei Plagiostomen keine morphologische Identität. Oder es wäre zweitens die herrschende Auffassung doch ungültig, beide Canäle wären auch bei Amnioten nur Umbildungen eines früheren Canales, des primären Urnierenganges; dann wäre die Homologie zwischen ihnen und den Plagiostomen vollständig. Oder endlich drittens könnte der, nach der ersten Annahme thatsächlich bestehende Gegensatz zwischen diesen Thieren versöhnt werden durch Entwicklungsvorgänge bei andern amnionlosen Formen; dann wäre eine Kluft, die scheinbar unüberbrückbar wäre, doch thatsächlich ausgefüllt.

Die dritte Möglichkeit muss, wie im dritten Capitel gezeigt werden soll, als nicht bestehend bezeichnet werden. Ich kann sie daher hier auch ausser Acht lassen. Die zweite Annahme trifft nach meiner Ueberzeugung das Richtige. Der Versuch, sie als richtig zu erweisen, wird

zugleich auch die Argumente liefern, welche hinreichen, um die erste Annahme als falsch zu erkennen.

Die Beweismittel, welche, wie mir scheint, jetzt schon genügen, um zu zeigen, dass in der That die von mir behauptete Homologie zwischen den Ausführungsgängen der Keimdrüsen bei Plagiostomen und Amnioten zu Recht bestehe, sind doppelter Art: indirecte und directe. Ich bespreche jene zuerst.

Es handelt sich dabei zunächst um eine Kritik der Anschauungen, wie sie in Bezug auf die Entstehung des *Müller*'schen Ganges bei den Amnioten als vorzugsweise in Frage kommend angesehen werden müssen.

Genau wie beim *Wolff*'schen Gange stehen sich auch hier 2 Ansichten diametral gegenüber; man wäre fast versucht, ein Wortspiel über den erhobenen Streit einzuflechten, wer denn die solideren Ansichten habe: die Vertheidiger einer primären Solidität des *Müller*'schen Ganges oder die Verfechter seiner ursprünglichen Hohlheit. Die Einstülpungs-Histologen sehen überall da eine Einstülpung, wo sich irgendwo ein Trichter findet; so natürlich auch hier. Weil dicht hinter dem Herzbeutel auf einigen, oder selbst ziemlich vielen Schnitten eines Hühnchen-embryo's eine Spalte erkennbar ist, die sich einerseits vorn in die Pleuroperitonealhöhle öffnet, andrerseits nach hinten in die abgeschlossene Höhlung des *Müller*'schen Ganges übergeht, muss dieser durch Einstülpung aus jener hervorgegangen sein. Es liegt, das lässt sich nicht verkennen, in solchen Bildern viel des Bestechenden für eine derartige Deutung. Nichts desto weniger kann sie falsch sein; der Beweis ihrer Richtigkeit ist aber nicht als erbracht anzusehen, gegenüber den ebenso entschiedenen Aussprüchen andrer Beobachter, welche die ursprüngliche Solidität des *Müller*'schen Ganges annehmen. Es stehen sich, wie mir scheint, hier immer nur Betrachtungen und willkürliche Deutungen einzelner Objecte gegenüber; der Versuch zu einer Versöhnung der scheinbar einander widersprechenden Beobachtungen ist meines Wissens bisher nicht gemacht worden. Ich will versuchen dies Versäumniss nachzuholen.

Von Reptilien liegen keine brauchbaren Angaben vor. *Rathke*'s treffliche Untersuchungen liefern keinen Aufschluss; es ist wohl in ihnen die Aufeinanderfolge derjenigen Canäle, welche man als *Müller*'sche und *Wolff*'sche Gänge glaubte ansehen zu dürfen, beschrieben worden, aber über ihre Entstehung aus einander, oder aus dem primären Urnierengang findet sich darin kein Wort. Ganz dürftig sind die Beobachtungen *Clarke*'s über die Schildkröten. Wir müssen also einstweilen die Reptilien

bei Seite lassen, da sonst keine Untersuchungen über Entwicklungsgeschichte dieser Thiere vorliegen. Auf gewisse Deutungen einzelner Stadien, die hie und da beschrieben worden sind, werde ich vielleicht anderswo zurückkommen müssen.

Reichhaltig wird nun die einschlägige Literatur bei den Vögeln und Säugethieren. Ich will einstweilen annehmen, dass die Beobachtungen, wie man sie ganz ausschliesslich am Hühnchen gemacht hat, in der That auch für alle Vögel gelten dürfen; freilich ist die Richtigkeit dieser Annahme sehr in Zweifel zu ziehen. Das thut indessen für den Augenblick nichts zur Sache. Bei Säugethieren beziehen sich die Angaben auf verschiedene, wenngleich nicht zahlreiche Formen.

Kölliker vertritt in seiner Entwicklungsgeschichte in entschiedenster Weise die ursprüngliche Solidität der Anlage des *Müller*'schen Ganges, sowohl für die Hühnchen, wie für die Säugethiere. Er sagt ausdrücklich (p. 442), „dass bei einem Rindsembryo von $1^1/_2$'' der *Müller*'sche Canal kaum eine Spur von einem Lumen aufweise“; er sagt ferner, dass er am oberen Ende der Primordialniere leicht kolbig angeschwollen endige (l. c. p. 441). In Uebereinstimmung mit ihm befinden sich seine Vorgänger *Rathke*, *Bischoff* und *Thiersch*. *Rathke* sagt in seiner Entwicklungsgeschichte der Natter, der Eileiter (d. h. der *Müller*'sche Gang) entwickle sich als ursprünglich vorn ganz geschlossener Gang auf dem früher entstandenen *Wolff*'schen Canal. *Bischoff* behauptet genau das Gleiche in seiner Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere; und *Kobelt*[1]) und *Thiersch*[2]) schliessen sich beiden auf Grund von Specialarbeiten an.

Nun kommen die Neuerer. *His*[3]) lässt ihn in einer ersten Arbeit durch eine Einstülpung aus dem Ectoderm entstehen, später[4]) nimmt er diese Annahme zurück, ohne sich weiter über seine wirkliche Entstehung zu äussern. Er ist also auch nicht länger als Verfechter der Einstülpungshypothese des *Müller*'schen Ganges anzusehen. *Hensen*[5]) hat diesen Handschuh aufgenommen, aber zu meinem grossen Bedauern sind seine zahlreichen Beobachtungen über Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere bis-

---

1) *Kobelt*, Der Nebeneierstock des Weibes.

2) *Thiersch*, Bildungsfehler der Harn- und Geschlechtswerkzeuge eines Mannes. Illustr. medic. Zeit. Bd. I. p. 11.

3) *His*, Beobachtungen über den Bau des Säugethier-Eierstockes. *Schultze*'s Archiv Bd. I 1865 p. 151.

4) *His*, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. 1868.

5) *Hensen*, Embryologische Mittheilungen. Archiv f. mikrosc. Anat. Bd. 3. 1867.

her nicht publicirt worden, sodass nicht zu sagen ist, inwieweit er jetzt noch geneigt sein möchte, den Kampf um die von *His* selbst fallen gelassene Meinung fortzusetzen. *Bornhaupt*[1]) tritt dagegen in entschiedenster Weise für die Einstülpung ein, ebenso *Waldeyer*[2]), *Gasser*[3]) und endlich *Romiti*[4]) in der vorhin schon erwähnten Arbeit. Dieselbe Meinung vertreten auch *M. Foster* und *Balfour* in den zu Ende 1874 herausgegebenen „Elements of Embryology".

Wenn man der Meinung ist, dass das Neueste auch immer das Beste sei, und wenn man glaubt, die Mehrzahl der Parteinehmer entscheide in wissenschaftlichen Fragen: so könnte die *Rathke-Kölliker*'sche Ansicht als hoffnungslos verloren angesehen werden. Zum Glück lassen wir in solchen Dingen den Gott des „common sense", d. h. hier die Abstimmung per majora noch nicht gelten. Es verlohnt sich daher auch noch einstweilen der Mühe, die moderne Anschauung einer Kritik zu unterziehen.

Romiti reproducirt in Bezug auf den *Müller*'schen Gang nur die Behauptung von *Waldeyer*, ohne neue Beobachtungen beizubringen und die Frage zu discutiren; er zählt also im Grunde genommen auch gar nicht mit. *Gasser* beschreibt den Einstülpungsvorgang dagegen ausführlich auf Grund eigener Beobachtungen. Nach seinen wiederholt controllirten Beobachtungen tritt (l. c. p. 46) die erste Spur des *Müller*'schen Ganges am 5. Tage in Form einer Rinne des Keimepithels in dem Winkel auf, welcher dicht über dem *Wolff*'schen Gang durch die Umbiegung des ersteren in das Epithel der seitlichen Leibeswand entsteht; es liegt also die allmälig sich zum Canal schliessende Spalte oder Einstülpung dicht neben und etwas dorsal vom *Wolff*'schen Gang. Die Rinne selbst ist nach ihm nur auf 2—3 Schnitten zu verfolgen (l. c. p. 46).

Bei *Waldeyer* finden sich eine Anzahl hiermit nicht stimmender Angaben. Zunächst ist zu bemerken, dass er den Anfang der Bildung des *Müller*'schen Ganges in der 92. Bebrütungsstunde, also vor dem Ende des 4. Tages findet, während *Gasser* ihn erst am 5. Tage auftreten sieht. Diese Differenz ist indessen bedeutungslos, da es den Zoologen längst bekannt ist, dass sowohl Schwankungen der Temperatur wie andere, bislang ganz uncontrollirbare Einflüsse die Schnelligkeit der Entwickelung eines In-

---

1) *Bornhaupt*, Untersuchungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Riga. Dissertation. 1867.

2) *Waldeyer*, Eierstock und Ei.

3) *Gasser*, Ueber Entwickelung der Allantois, des *Müller*'schen Ganges und des Afters. Habilitationsschrift. Frankfurt 1874.

4) *Romiti*, *Schultze*'s Archiv 1873.

dividuums in wesentlichster Weise zu verändern vermögen und dass selbst bei Angaben über die Zeitdauer der Entwickelung bei bestimmter Temperatur jene doch auch noch von der Reaction des Individuums auf diese mit abhängt. Die Stunde der Bebrütung gibt also sehr wenig genügende Vergleichsmittel an die Hand. Es stimmen ferner *Waldeyer*'s und *Gasser*'s Abbildungen nicht mit einander. Bei *Waldeyer* liegt die Furche, welche sich wenige Schnitte weiter nach hinten zum *Müller*'schen Gang schliessen soll (l. c. Taf. V Fig. 47 u. 48), genau unter dem *Wolff*'schen Gang, bei *Gasser* umgekehrt über und nach auswärts von demselben (l. c. Taf. II Fig. 1, 2). Bei *Foster* und *Balfour* endlich liegt die als vordere Trichtereinsenkung aufgefasste Furche (l. c. p. 144 Fig. 47 M. d.) sogar unter und nach einwärts vom *Wolff*'schen Gang, dieser letztere aber ganz genau an der Stelle, wo *Gasser* den *Müller*'schen Gang hinzeichnet. Ja sogar *Waldeyer*'s eigene Abbildungen stehen nicht mit einander in Einklang. In der Figur 49 sollen sich links, wie rechts die spaltförmigen Einstülpungen schon zu einem Canal umgewandelt haben; trotzdem zeichnet er an der rechten Seite derselben Figur unter dem *Müller*'schen Gang z′ eine Einbuchtung, welche auf der andern linken Seite desselben Schnittes fehlt; diese Einbuchtung bezeichnet er mit z, dem vorhin für die primäre Einbuchtung des *Müller*'schen Ganges gewählten Buchstaben. Sollte hier nur ein Druckfehler vorliegen? Aber selbst dann blieben die Incongruenzen in den Beobachtungen der oben angeführten 3 Forscher gross genug, um zur Vorsicht in ihrer Verwendung zu mahnen. Es ist wahr, sie stimmen alle darin überein, dass der *Müller*'sche Gang durch Einstülpung vom Peritonealepithel her entstehen solle; aber was beweist diese gewiss aprioristische d. h. dogmatisch gewonnene Darstellung, wenn sie sich in schärfster Weise alle Drei widersprechen, sobald es sich darum handelt, nach ihren Beobachtungen den Ort der Einstülpung genau zu bestimmen? Auch die *Bornhaupt*'schen Beobachtungen helfen nicht aus dieser Verlegenheit heraus, denn wenn er sich auch in Bezug auf den Ort der Einstülpung in Uebereinstimmung mit *Waldeyer* befindet, so tritt er diesem Beobachter doch auch wieder in schärfster Weise durch die Angabe gegenüber, dass die Einstülpung erst am 6. Tage erfolge, während *Waldeyer* sie schon am Ende des 4. Tages hat eintreten sehen. Wenn also *Waldeyer* wirklich die ersten Bildungsstadien des *Müller*'schen Ganges gesehen hat, so könnten die von *Bornhaupt* beobachteten nur spätere sein, oder man müsste annehmen, dass trotz der grossen Differenz in der Bebrütungszeit beide Beobachter zufällig auf die gleichen ersten Stadien gestossen seien. Es kann also auch ebensogut die Angabe *Waldeyer*'s, wie die *Bornhaupt*'s in Bezug auf das durch die Zeit bestimmte Alter des Embryo's falsch sein.

Dann aber können die Beobachtungen Beider auch nicht als beweisend für die erste Entstehung des *Müller*'schen Ganges aus dem Peritonealepithel her angesehen werden, da keiner von Beiden Entwicklungsreihen, sondern nur einzelne Stadien beschreibt, die ebensogut spätere, wie die frühesten Stadien der Entstehung des betreffenden Canals sein können. Die Frage nach dem ersten Auftreten des *Müller*'schen Canals bleibt somit noch unbeantwortet. Es ist nämlich andererseits zuzugegestehen, dass die Angaben der Gegner, nach welchen der *Müller*'sche Gang ursprünglich solide in der Wandung des *Wolff*'schen Ganges aufträte (*Dohrn*, *Thiersch*, *Kölliker*, *Rathke*) und erst später seine Höhlung sich erwerbe, auch nur durch ihre Uebereinstimmung, nicht aber durch die eingehende Schilderung an Wahrscheinlichkeit gewinnen; auch von diesen Beobachtern hat Keiner den wirklichen Nachweis geliefert, dass das Epithel des *Müller*'schen Ganges aus dem des *Wolff*'schen Ganges entstehe.

Die Zweifel, welche Ansicht die richtige sei, lassen sich momentan nicht beseitigen auf Grund vorliegender Beobachtungen. Ich hatte gehofft, dass eine hier im zoologisch-zootomischen Institut von *Dr. Braun* begonnene Untersuchung über die Entwicklung des Nierensystems der Reptilien Aufschluss über diesen Punct geben würde; leider ist dies bis jetzt nicht geschehen. Es hat sich dabei soviel jedoch als sicher herausgestellt, dass der *Müller*'sche Gang seiner grössten Länge nach unabhängig vom *Wolff*'schen Gange wächst und dass, wenn er überhaupt von diesem abstammt (wie ich glaube), die ursprüngliche Verbindungsstelle zwischen beiden ganz am Vorderende der Urniere liegen und sehr kurz sein muss, die Verbindung selbst auch nur sehr kurze Zeit dauern kann.

Diese Thatsache erklärt im Verein mit der Annahme, dass wirklich am Vorderende des *Wolff*'schen Ganges der *Müller*'sche direct aus diesem entstehe, die verschiedenen scheinbar einander widerstreitenden Angaben. Der *Wolff*'sche Gang ist zweifellos auch bei den Reptilien ursprünglich geschlossen; der Tubentrichter aber tritt sehr früh auf, wenn die Tube eben erst angelegt wird. Sollte es nun nicht möglich sein, dass das vordere Ende des *Wolff*'schen Ganges nach oben hin eine Oeffnung in die Peritonealhöhle durchbräche, dieser Tubentrichter aber zugleich mit dem vordersten ganz kleinen Stück des *Wolff*'schen Ganges in ähnlicher Weise rasch vom Urnierentheil des letzteren sich abspaltete, wie das zweifellos bei den Männchen der Rochen und mancher Haie (Mustelus etc.), welche einer männlichen Tube entbehren, geschieht? Den Moment der Abtrennung des Vorderendes des primären Urnierenganges bei den Plagiostomen zu bestimmen, ist nur desshalb so leicht, weil dieser Urnierengang früher einen Tubentrichter bildet, als die Abtrennung der Tube

selbst erfolgt. Nimmt man aber an, dass das Vorderende des primären Urnierenganges auch bei Haien lange Zeit geschlossen bliebe und dass es sich erst in dem Moment in die Leibeshöhle öffnete, wo sein ganz kurzes vor der Urniere liegendes Stück sich von dem der Urniere entsprechenden grössten Abschnitt trennte: so würde durch Schnitte hier ebenso schwer der Moment dieser Trennung zu bestimmen sein, wie dies bei Amnioten der Fall ist. Die Trennungszeit würde nur einen Moment dauern, die Trennungsfläche, welche das vordere Ende des *Wolff*'schen Ganges als nunmehrigen *Müller*'schen Gang vom übrigen Theil des *Wolff*'schen Canals schiede, würde sehr kurz sein müssen. Ganz ebenso ist das Verhalten beim männlichen Mustelus. Auch die weitere Thatsache, dass nun der so durch Abschnürung entstandene, noch ganz kurze *Müller*'sche Gang unabhängig vom *Wolff*'schen Gang weiter wachsen müsste, um bis zur Cloake zu gelangen, findet ihre Erklärung in dem Verhalten der weiblichen Tube bei Plagiostomen, deren unterstes, allerdings ganz kurzes Ende als zuerst solider Zellstrang neben dem *Leydig*'schen Gang an die Cloake heranwächst (zum Theil freilich auch direct aus der ventralen Wandung des primären Urnierenganges entsteht).

Durch eine solche, allerdings sehr der Bewahrheitung durch Beobachtung bedürfende Annahme, wäre einmal die vollständigste Homologie zwischen Plagiostomen und Amnioten hergestellt und die Unterschiede in der Bildungsweise der 2 hier besprochenen Canäle in beiden Thiergruppen träfen nur die speciellen Verhältnisse, bedingt durch gewisse räumliche und zeitliche Verschiebungen im Auftreten der einzelnen Theile. Dann freilich wäre aber auch der *Wolff*'sche Gang homolog dem primären Urnierengang (von dem er sich aber durch den Mangel eines längere Zeit bestehenden vorderen Trichter's unterschiede), nicht aber dem *Leydig*'schen Gange; dann auch könnte man diesen letzteren Namen auf den grössten Theil des *Wolff*'schen Ganges der Amnioten anwenden, welcher genau, wie bei den Plagiostomen durch Trennung des Vorderendes des Urnierenganges vom mittleren entstünde.

Aber es wäre damit nicht blos in erwünschter Weise die Homologie der 2 Ausführgänge der Urniere bei Amnioten und den Anamnia erwiesen, sondern es wären auch die Beobachtungen der verschiedenen Untersucher erklärt, ohne dass man genöthigt würde, dem Einen oder dem Anderen Irrthümer vorzuwerfen. Es werden die Einen grade das Stadium beobachtet haben, in welchem das vordere blinde Ende des primären Urnierenganges sich in die Leibeshöhle öffnete; sie nahmen in Folge davon an, dass er sich durch Einstülpung vom Peritonealepithel her bilde (*Romiti, Sernoff, Balfour*). Wenn dieselben Beobachter dann später die Tube offen

den *Wolff*'schen Gang aber geschlossen fanden, so nahmen sie ohne Weiteres auch hier wieder eine Entstehung der Tube durch Einstülpung an, während es doch beide Male dieselbe Trichteröffnung war. Die andern aber, welche sagen, dass der *Wolff*'sche Gang den *Müller*'schen Gang aus sich heraus erzeuge, träfen das Richtige, nur hätten sie übersehen, dass der *Wolff*'sche Gang primärer Urnierengang sei, dessen Vorderende sich, wie bei den Plagiostomen, auf allerdings sehr kurze Zeit durch einen Trichter mit der Leibeshöhle in Verbindung setze und gleich darauf durch Abschnürung in den *Müller*'schen Gang oder in die Tube übergehe.

Sollte indessen gezeigt werden können, dass die hier aufgestellte Hypothese das Richtige nicht träfe, so wäre damit die Hoffnung doch noch nicht aufzugeben, den dann anzunehmenden Gegensatz zwischen den besprochenen Canälen der höheren und niederen Wirbelthiere morphologisch aufzuheben. Es liesse sich nemlich einmal denken, dass eine Vermittlung desselben durch, etwa bei den Amphibien noch vielleicht aufzufindende Entwicklungsvorgänge angebahnt werden könnte; oder man hätte die morphologische Uebereinstimmung schliesslich in der Herkunft aus demselben Bildungsstratum zu sehen. Keine dieser beiden Möglichkeiten lässt sich für den Augenblick durch Beobachtungen beweisen oder zurückweisen.

A II. Entstehung der Urniere. Die bisher vorliegenden Untersuchungen scheinen einer Homologisirung der ersten Anlagen der Urniere der Amnioten mit denen der Plagiostomenniere auf das Entschiedenste zu widersprechen. Nach *Waldeyer* sollen die Quercanälchen (l. c. p. 119 Taf. V Fig. 44), d. h. die ersten Anlagen der Harncanälchen, durch Wucherung aus dem *Wolff*'schen Gange entstehen; diese sollen sich erst später mit den isolirt in der Mittelplatte auftretenden *Malpighi*'schen Knäueln verbinden. Andre Beobachter indessen, so namentlich *Bornhaupt* (l. c. p. 27) geben im Gegensatz zu *Waldeyer* ausdrücklich an, dass der *Wolff*'sche Gang sich nicht an der Ausbildung der Canäle des *Wolff*'schen Körpers betheilige, sondern mit den in der Mittelplatte isolirt von einander entstehenden Theilen erst nachträglich verwachse. Von einer Betheiligung des Keimepithels aber an der Ausbildung der Urniere ist nirgends die Rede.

Die *Waldeyer*'schen Angaben kann ich nun, in Uebereinstimmung mit *Rathke*, *Bornhaupt* und *His*, meinen eignen Untersuchungen an Haien zufolge nicht gelten lassen. Dass der mit einem Trichter versehene primäre Urnierengang der letzteren dem blindgeschlossenen primären Urnierengang der Amnioten zu homologisiren sei, ist eben, wenn nicht bewiesen, so doch sehr wahrscheinlich gemacht worden. Bei den Haien aber

betheiligt sich jener in keiner Weise an der Bildung der Harncanälchen, welche vielmehr ganz ausschliesslich durch Umbildung der primären Segmentalgänge entstehen. Man könnte vielleicht einwenden, es sei doch eine doppelte Entstehungsweise eines morphologisch identischen Gliedes denkbar, vorausgesetzt nur, dass es in beiden Fällen seinen Ursprung aus dem gleichen Substrat des ungegliederten Embryo's nähme. Ich gebe das als möglich zu, wenngleich es nicht wahrscheinlich ist. Die Unwahrscheinlichkeit solcher Differenz im typischen Bildungsvorgang eines und desselben Gliedes verlangt, dass der Beweis, dass eine solche doch vorkomme, in schärferer Weise geliefert werde, als durch *Waldeyer* geschehen ist. Das einzige, von ihm als Stütze seiner Deutung verwendete Bild (l. c. Fig. 44) zeigt aber nicht den Beginn der Entwickelung, sondern ein schon recht weit vorgeschrittenes Stadium, welches in verschiedenartiger Weise zu deuten ist. Das von *Bornhaupt* dagegen gelieferte (l. c. Taf. II Fig. 11) entspricht einem viel früheren Stadium. *Waldeyer* hat eben nur ein Object von einem 4tägigen Embryo in der ihm zusagenden Weise gedeutet während aus den *Bornhaupt*'schen Beobachtungen hervorgeht, dass bereits am 2. Tage die Anlage der Canäle des *Wolff*'schen Körper's in Form von, unter einander isolirten und ursprünglich auch nicht mit dem Urnierengang in Verbindung stehenden Zellenschläuchen oder Säcken vorhanden ist. Nach den *Rathke*'schen Untersuchungen gilt das Gleiche für die Reptilien; ich kann dem hinzufügen, dass durch Dr. *Braun* nach einer hier im zoologisch-zootomischen Institut angestellten Untersuchung das gleiche Resultat an Nattern und Eidechsen in entschiedenster Weise gewonnen wurde. Da nun *Waldeyer* für die hypothetische Deutung einzelner aus der Entwickelungsreihe herausgerissener Bilder gar keine Beweise weiter beibringt, als die für ihn bestehende Wahrscheinlichkeit seiner Hypothese: so glaube ich um so eher zu der alten Ansicht zurückkehren zu können, als sie durch *Braun* für Reptilien ganz zweifellos als richtig erwiesen worden ist, und sie allein auch die Aussicht auf ein Verständniss der ersten Entwickelungsvorgänge der Urniere bei allen Wirbelthieren eröffnet. Festzuhalten ist also zunächst, dass, ganz wie bei Plagiostomen, der primäre Urnierengang auch der Amnioten gesondert von der primären Anlage der Urnierencanäle auftritt, und erst später eine Verwachsung zwischen beiden erfolgt.

Auch in Bezug auf das isolirte, segmentweise erfolgende Auftreten der ersten Anlagen der Urniere herrscht zwischen Amnioten und Plagiostomen Uebereinstimmung; bei Reptilien ist es ungemein leicht, sich davon zu überzeugen, dass in der That jedem Urwirbel auch eine Blase entspricht, welche durch Auswachsen das Harncanälchen bildet. Aus *Rathke*'s

Figuren zur Entwickelungsgeschichte der Natter, wie aus seiner Beschreibung geht dies schon zur Genüge hervor. Man kann also auch hier, wie bei Plagiostomen, die ersten Urnierenbläschen (*Rathke*) als Segmentalbläschen bezeichnen, da sie wie bei Haien segmentweise in der Leibeshöhle und isolirt von einander entstehen und erst nachträglich zu Theilen eines und desselben Organes werden, indem sie mit dem früher angelegten primären Urnierengang verwachsen.

Ein wesentlicher dritter Unterschied, der, wie mir scheint sogar massgebend ist, kann indessen in keiner Weise nach den bisher vorliegenden Angaben aus dem Wege geräumt werden.

Es entsteht nemlich, wie ich zuerst, unabhängig aber und fast gleichzeitig mit mir *Balfour* und *Schultz* nachgewiesen haben, die Niere der Plagiostomen durch segmentale Einstülpungen des Peritonealepithels, und zwar desjenigen Theiles, den *Waldeyer* zu dem übrigen Epithel der Leibeshöhle in so schroffen Gegensatz durch die Bezeichnung als Keimepithel gebracht hat. Nirgends aber findet sich eine ähnliche Angabe über die Entstehung der Amniotenurniere; vielmehr wird ausdrücklich immer versichert, dass sie ganz und gar *(Bornhaupt)* oder theilweise *(Malpighi*'sche Knäuel, *Waldeyer)* aus der Mittelplatte entstünden. An und für sich wäre der Unterschied zwar nicht so gar gross; denn das *Waldeyer*'sche Keimepithel ist nur die Grenzschicht des senkrechten Theils der Mittelplatten und von diesen genetisch nur dann zu trennen, wenn man die Hypothese der Einwanderung jenes ersteren gelten lässt. Immerhin bliebe ein nicht unwesentlicher Unterschied bestehen — wenn die Angaben früherer Forscher richtig wären. Nun hat aber *Braun* gefunden — und ich glaube unbedingt für die Richtigkeit seiner noch nicht veröffentlichten Resultate einstehen zu können, da er seine Untersuchung im hiesigen zoologisch-zootomischen Institut angestellt hat —, dass bei Reptilien doch die von *Rathke* zuerst beschriebenen Urnierenbläschen genau, wie die Segmentalgänge der Plagiostomen durch Einstülpung vom Keimepithel her entstehen. Ich kann hier Dr. *Braun* nicht in der speciellen Schilderung seiner Untersuchung vorgreifen; es genügt auch, jenes Factum constatirt zu haben.

Nur das Eine muss hier kurz hervorgehoben werden. Die Einsenkungsstellen der Segmentalbläschen bei Reptilien vom Peritonealepithel her verschwinden sehr frühzeitig, sie sind ferner nie hohl und es kommt somit nie zur Ausbildung wirklicher, in die Leibeshöhle sich öffnender Segmentaltrichter. Das beweist indessen gar nichts, denn die gleiche Reduction kommt auch bei vielen Plagiostomen vor und man bezeichnet auch

die in jedem Segment paarweise auftretenden Drüsenpackete des Blutigels als Segmentalorgane, obgleich sie ebensowenig offene, in die Leibeshöhle sehende Trichter haben. Das Wesentliche ist eben nicht das Vorkommen von solchen Trichtern beim geschlechtsreifen Thiere, sondern die Entstehung der Harncanälchen aus segmentalen, ursprünglich ganz selbständigen Einstülpungen des Peritonealepithels in das Mesoderm hinein. Genau in dieser Weise entstehen aber, wie Dr. *Braun* in seiner später erscheinenden Arbeit ausführlich begründen wird, auch bei Reptilien die *Rathke*'schen Urnierenbläschen und es sind ausschliesslich diese letzteren, welche durch ihre weitere Umbildung die Harncanälchen und die *Malpighi*'schen Körperchen aus sich erzeugen. Der Urnierengang nimmt hier so wenig, wie bei Plagiostomen, Theil an der Bildung der Knäuel der Urniere.

Damit aber wird in erwünschtester Weise das einzige, wirklich stichhaltige Argument gegen die Homologie der Urniere der Amnioten mit der bleibenden der Plagiostomen aus dem Wege geräumt; in beiden Thiergruppen entsteht die Urniere aus der Verwachsung isolirter Segmentalorgane mit dem früher in gleichartiger Weise angelegten Urnierengang; in beiden ist die weitere Umbildung, wie kaum mehr gezeigt zu werden braucht, vollständig identisch. Es lässt sich mit Bestimmtheit voraussagen, dass auch Vögel und Säugethiere den gleichen Bildungsvorgang ihrer Urniere aufweisen werden, wenn man sie hierauf untersucht. Der einzige wirklich bestehende, aber nicht unerklärbare Unterschied ist der schon im vorigen Abschnitt (p. 269) besprochene, der in Bezug auf die Zeit der Entstehung der Tubentrichter bei den amnionlosen und den amnioten Wirbelthieren herrscht: bei diesen bildet er sich erst, wenn sich aus dem primären Urnierengang *Müller*'scher und *Wolff*'scher Canal abgegliedert haben; bei jenen tritt er vor dieser Theilung am primären Urnierengang selbst auf. Zeitliche Verschiebungen im Auftreten einzelner Glieder sprechen aber nicht ohne Weiteres gegen die trotzdem möglicher Weise vorhandene morphologische Identität derselben; diese letztere wird aber durch alle für solche Identificirung brauchbaren Argumente erwiesen, durch kein einziges morphologisches Moment aber nur als unwahrscheinlich hingestellt.

Der Entstehung nach herrscht also zwischen der Niere der Plagiostomen und der Urniere der Amnioten vollständigste principielle Uebereinstimmung. Es fragt sich nun, inwieweit auch in der weiteren Umbildung eine morphologische Gleichheit beider sich erweisen lassen wird.

A III. Die weitere Umbildung der Urniere. Bei allen Plagiostomen tritt schon sehr frühzeitig die Sonderung der Niere in *Leydig*'sche Drüse und eigentliche Niere auf; aber dieser Gegensatz ist kein scharfer, da die Harnleiter ausnahmslos in beiden Geschlechtern in den *Leydig*'schen Gang,

oder in die durch diesen entstandene Penishöhle einmünden. Die eigentliche Niere zeigt bedeutende Schwankungen in der Zahl der sie bildenden Segmentalorgane, aber keine weitere Gliederung; dagegen tritt eine solche in der *Leydig*'schen Drüse bei allen Plagiostomen auf. Ihr vorderes Ende ist nämlich als *Genitaltheil* dem hinteren *Nierentheil* ziemlich scharf entgegengesetzt; bei den Männchen wird jener zum Nebenhoden, bei den Weibchen verkümmert er mehr oder minder stark; dieser aber bleibt bei beiden Geschlechtern gleichmässig ausgebildet als Anhangsdrüse des *Leydig*'schen Ganges (Samenleiters) bestehen. Man ist berechtigt, ihn als Niere anzusehen, da er in seiner Structur vollständig mit der eigentlichen Niere übereinstimmt und auch in seinem Volumen und Blutreichthum nicht von dieser sich unterscheidet.

Von diesen beiden Abschnitten entspricht nun, wie ich glaube jetzt schon zeigen zu können, die *Leydig*'sche Drüse der sogenannten Urniere, die eigentliche Niere der Plagiostomen der bleibenden Niere der Amnioten. Auch die Urniere der letzteren zeigt einen Genitaltheil und einen Urnierentheil; ihre bleibende Niere gliedert sich so wenig weiter, wie die eigentliche Niere der Plagiostomen. Die Umwandlungen des Genitaltheils der Urniere bei den Amnioten sind längst bekannt; man weiss, dass er beim Männchen zum Nebenhoden wird, während er beim Weibchen ganz oder theilweise verschwindet. Genau die gleiche Umwandlung findet, nur in etwas weniger ausgedehntem Masse, bei den Plagiostomen statt; auch bei diesen wird der Genitaltheil der *Leydig*'schen Drüse zum Nebenhoden und was man bisher so nannte, ist, wie ich nachgewiesen habe, nur ein aufgeknäueltes Vorderende des Samenleiters. Bei Weibchen bildet sich der Genitaltheil weit oder ganz zurück bei Vögeln und Säugethieren; die Reptilien stellen sich zwischen sie und die Plagiostomen, denn bei diesen hat *Leydig* [1]) zuerst auch beim geschlechtsreifen Thier ein ziemlich stark entwickeltes Rudiment desselben nachgewiesen. Der Nierentheil der Urniere bleibt gleichfalls in Rudimenten bei höheren Wirbelthieren bestehen. Die bleibende Niere der Amnioten endlich liegt wenigstens annähernd da, wo die Niere der Haie sich befindet; zwischen beiden bestehen allerdings aber wesentliche Unterschiede sowohl der Structur, wie auch der Zeit der Entstehung nach.

Es bleibt nun freilich noch zu untersuchen, ob diese im Allgemeinen gewiss nicht anzuzweifelnde Uebereinstimmung auch in den Einzelheiten zu erkennen sein wird. Hierfür reichen die bisherigen Beobachtungen

---

1) *Leydig*, Deutsche Saurier.

in keiner Weise aus. Wenn ich dennoch jetzt schon darauf eingehe, so geschieht es, weil ich glaube, dadurch die Puncte, auf die es bei weiterer Untersuchung namentlich ankommt, am schärfsten hervorheben zu können.

Es ist dabei vor allem die typische Entstehung auch des Genitaltheils der Urniere aus ursprünglich getrennten, nur durch den *Leydig*'schen *Wolff*'schen) Gang zusammenhängenden Segmentalorganen festzuhalten. Man hat zweitens dabei die für Plagiostomen durch mich nachgewiesene Umwandlung der Segmentalgänge in vasa efferentia, dann die Verbindung dieser letzteren mit dem, in den Harnsamengang sich einsenkenden Theil der Harncanälchen durch das primäre *Malpighi*'sche Körperchen und endlich die Ausbildung eines Nierenrandcanals zur Grundlage zu nehmen. Bei den männlichen Plagiostomen bleiben, wie oben gezeigt, die primären *Malpighi*'schen Körperchen (Taf. XV Fig. 13, 14; Taf. IX Fig. 8, 10) in einer den vasa efferentia fast genau entsprechenden Zahl als solche bestehen, d. h. sie verlieren nie ihren Glomerulus, wenn den betreffenden Arten eine grössere Menge von vasa efferentia zukommt (Mustelus, Acanthias, Scymnus etc.); nur bei Rochen scheinen sie ganz zu verschwinden, nicht aber bei den Weibchen vieler Haie, deren Geschlechtstheil der *Leydig*'schen Drüse sich in der mannigfachsten, oben (§ 3) näher beschriebenen Weise zurückbilden kann. Hier sind sie oft (Taf. VI Fig. 6, 7 Taf. V Fig. 4) in typischer Ausbildung und Verbindung mit den Segmentalgängen vorhanden, mitunter verlieren sie ihr Gefässknäuel (Taf. VI. Fig. 6), ebenso oft verschwinden sie auch ganz und dann löst sich sehr häufig der Segmentalgang von den *Leydig*'schen Knäueln ab (Taf. V Fig. 1, 4). Es ist hiernach bei den Männchen derjenige Abschnitt der *Leydig*'schen Drüse, welcher zum eigentlichen Nebenhoden wird, sehr verschieden gross bei den verschiedenen Arten; mitunter ist er (bei den Rochen) eigentlich nur das vorderste, aus einem einzigen Canal bestehende *Leydig*'sche Knäuel (Taf. VII Fig. 3), welches streng genommen so zu bezeichnen sein würde, bei Acanthias, Scymnus, Centrophorus etc. sind es dagegen bis zu 10 oder 11 typisch ausgebildete *Leydig*'sche Knäuel, welche den Nebenhoden bilden. Im letzteren Fall treten diese sogar in eine weit innigere Beziehung, als sonst bei den einzelnen Segmentalorganen der Urniere der Fall ist, zu einander durch die Ausbildung des (pag. 253) beschriebenen Nierenrandcanals; es hat der letztere offenbar die Aufgabe, dem durch ein bestimmtes vas efferens (Segmentalgang) tretenden Samen auch den Weg durch ein anderes als diesem gerade genau entsprechendes *Malpighi*'sches Körperchen und *Leydig*'sches Knäuel zu ermöglichen.

Durch die schon angezogene Untersuchung von *Braun*, welche im 3. Bande dieser „Arbeiten“ erscheinen wird, ist erwiesen, dass auch der

Genitaltheil der Urniere bei den Reptilien genau, wie bei Plagiostomen aus der Vereinigung ursprünglich getrennter Segmentalorgane entsteht. Es lässt sich daher erwarten — was aber freilich erst noch durch Beobachtung zu constatiren ist —, dass bei diesen Amnioten die verschieden zahlreichen [1]) vasa efferentia in ähnlicher Weise, wie bei den Plagiostomen, aus den ursprünglichen Segmentalgängen oder -Bläschen hervorgehen. Diese Vermuthung wird fast schon zur Gewissheit erhoben durch die Thatsache, dass sich bei ihnen sowohl der bei einigen Haien nachgewiesene Nierenrandcanal, als auch die mit diesem in Verbindung stehenden primären *Malpighi*'schen Körperchen, die letzteren freilich in etwas reducirter Form, vorfinden. *Leydig* [2]) beschreibt schon 1853 flaschenförmige Erweiterungen an den Canälen des Nebenhodens der Blindschleiche, ohne freilich Genaueres über ihre Zahl, Lagerung und histologische Structur anzugeben. Nach eigenen Untersuchungen sind diese Erweiterungen im Bereich des Nebenhodens nichts anders, als rudimentäre *Malpighi*'sche Körperchen, deren Gefässknäuel verloren gegangen, aber doch noch in einem grossen Zapfen mit eigenthümlichem Epithel zu erkennen sind; sie stehen einerseits, (wie bei den Plagiostomen) mit den vasa efferentia in Verbindung, andererseits gehen sie in die Canälchen des Nebenhodens über; zugleich aber treten sie mitunter in directe Verbindung durch einen weiten Canal, welcher am inneren Rande der Niere verlaufend genau dem Nierenrandcanal der Plagiostomen entspricht.

Die hier bestätigten und erweiterten Beobachtungen *Leydig*'s sind nun freilich die einzigen, in der doch so reichhaltigen Literatur über die Bildungsweise und Structur des Urogenitalsystems der Amnioten, welche ich in Beziehung zu den, von mir bei Haien festgestellten Thatsachen zu setzen vermöchte. Man könnte geneigt sein, hieraus zu schliessen, dass die von mir auch im Einzelnen versuchte Durchführung der Parallelisirung zwischen Plagiostomen und Amnioten misslingen müsse. Wenn man indessen bedenkt, dass so characteristische Organe, wie die Segmentaltrichter der Haie, von allen recht zahlreichen Untersuchern mit Ausnahme *Leydig*'s übersehen, ja dass sogar die analogen Organe der Amphibienniere, trotz der Bemühungen der zahllosen Untersucher dieses Organs des specifisch physiologischen Thieres erst in Folge meiner Entdeckung aufgefunden wurden; wenn man erwägt, dass trotz der eingehendsten Untersuchungen über die Entwickelung des Hodens und der Samenelemente der typische Bildungsgang beider Theile (durch Einwanderung des Keim-

---

1) *Leydig* (Deutsche Saurier) giebt 4—5 vasa efferentia für die Eidechse an.

2) *Leydig*, Anat.-hist. Untersuchungen über Fische und Reptilien 1853 p. 87; auch Lehrbuch der Histologie 1857 p. 495 Fig. 241.

epithels und Ausbildung eines zeitlebens im embryonalen Zustand verharrenden Theiles des Hodens, der Vorkeimfalte) gänzlich unbekannt blieb: so ist natürlich auch gar kein Gewicht auf das negative Beweismaterial zu legen, das man aus dem Fehlen aller positiven Beweisgründe für die Identität der Entstehung, Umbildung und Structur der Urniere bei Säugern und Vögeln einerseits und den Plagiostomen andrerseits vielleicht ableiten möchte. Die grosse morphologische Uebereinstimmung zwischen den 2 höchsten Amniotenclassen und den Reptilien macht es im Gegentheil gradezu sicher, dass auch bei jenen durch genauere, als bisher geübte Untersuchung dieselben Theile und derselbe Entwickelungsgang des Genitaltheils der Urniere gefunden werden wird, wie ich ihn bei den Plagiostomen nachgewiesen und bei den Reptilien durch die Auffindung des Nierenrandcanals und der (primären?) *Malpighi*'schen Körperchen im Bereich des Nebenhodens, sowie durch deren Verbindung mit den vasa efferentia, gleichfalls ziemlich sicher gestellt habe. Mir selbst mangelte leider die Zeit und das Material, um jetzt schon die höchsten Wirbelthiere in den Kreis meiner Beobachtungen zu ziehen; einzelne sporadisch gemachte Wahrnehmungen in der leichtfertigen Weise gewisser Beobachter benutzen, ist nicht nach meinem Geschmack. Ich stütze daher meine Ueberzeugung, oder wenn man lieber will, meinen Glauben, dass auch Vögel und Säugethiere sich in Bezug auf die Entstehung ihres Urogenitalsystems dem, bei Plagiostomen zuerst festgestellten Entwickelungstypus anreihen werden, ausschliesslich durch die zwei Thatsachen, dass nemlich erstlich die amnioten Reptilien, wie *Braun* gefunden hat, wirklich denselben Typus aufweisen und dass zweitens diese den Vögeln und Säugethieren viel näher verwandt sind, als den Plagiostomen. Es wäre in der That ein wunderbares Spiel der Natur, wenn in dieser einen Beziehung die Reptilien den kiemenathmenden, amnionlosen Haien näher stehen sollten, als den lungenathmenden Vögeln und Säugern. Den wirklichen Nachweis der Richtigkeit dieser hypothetischen Annahme kann ich freilich momentan nicht liefern; hoffentlich auch überhebt mich ein Anderer dieser Mühe, der ich mich, ich gestehe es offen, nach der starken Anstrengung der letzten Jahre nicht gerne in nächster Zeit unterziehen möchte.

Die bei den Plagiostomen ausnahmslos vorkommende *Niere* — der zweite hintere Abschnitt der ursprünglich ganz gleichartigen Urniere — scheint auf den ersten Blick bei den Amnioten kein Homologon zu haben. Dass sie sicherlich nicht dem hinteren Theil der Urniere derselben gleichzustellen ist, geht aus folgender einfachen Betrachtung hervor. Die *Leydig*'sche Drüse der Plagiostomen enthält schon genau die beiden Theile, welche auch in der Urniere der Amnioten vorkommen: einen vorderen Genitaltheil und einen

hinteren Nierentheil. Jener erste wird immer zum Nebenhoden; dieser zweite verkümmert oder bleibt als Anhangsdrüse des Harnsamenleiters bestehen. Da nun bei den Plagiostomen die eigentliche Niere von dem hinteren Nierenabschnitt der *Leydig*'schen Drüse durch eigenthümliche Umbildungsvorgänge (s. unten § 9 C p. 185) scharf geschieden ist, so kann sie doch nicht wohl als der hinterste Abschnitt des Nierentheiles der *Leydig*'schen Drüse angesehen werden (obgleich principiell der ersten Anlage nach allerdings kein Unterschied besteht). Es kann somit die Niere der Plagiostomen entweder nur ein, diesen letzteren allein zukommender eigenthümlicher Abschnitt der Urniere sein, oder sie ist nicht der Urniere der Amnioten (oder einem Theil derselben), sondern der bleibenden Niere gleichzustellen. In Bezug auf die Wahl zwischen diesen beiden Möglichkeiten reichen die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen keineswegs zur Entscheidung völlig aus; dennoch wird es zweckmässig sein, durch eine Discussion derselben die Ziele zu bezeichnen, welchen die nächsten Untersuchungen in diesem Gebiete werden nachgehen müssen, wenn sie Aussicht auf Erfolg haben sollen.

Da die Niere der Plagiostomen eigentlich nur ein besonders abgegränzter Theil der Urniere ist, und wie ich nachgewiesen habe, durch die Vereinigung einer mehr oder minder grossen Zahl von typischen Segmentalorganen entsteht: so ist die, als möglich angenommene Identität zwischen ihr und der bleibenden Niere der Amnioten, auch nur dann als erwiesen anzusehen, wenn gezeigt werden kann, dass auch die letztere sich in der gleichen Weise aus Segmentalorganen hervorbildet. Typisch ist für diese aber die Entstehung aus segmental sich wiederholenden Einsenkungen vom Peritonealepithel her, gleichgültig dagegen die Form dieser letzteren. Nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen müsste man zu dem Schlusse kommen, dass, da sich das Keimepithel in keiner Weise am Aufbau der Drüsencanälchen betheiligen soll, die eigentliche Niere der Amnioten auch nicht im Entferntesten dem hinteren Theil der Plagiostomenniere zu parallelisiren sei.

Es beruht diese Unmöglichkeit indessen, wie ich glaube, nur auf dem Mangel aller zuverlässigen Beobachtungen über die Umbildung der Urniere während des Auftretens der ersten Spuren der bleibenden Niere Weder bei *Bornhaupt*[1]), noch bei *Riedel*[2]), *Thayssen*[3]), *Toldt*[4]), geschweige

[1]) *Bornhaupt*, Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Riga 1867.

[2]) *Riedel*, Entwickelung der Säugethierniere. Untersuchungen aus dem anatomischen Institut zu Rostock. 1874. p. 38 sqq.

[3]) *Thayssen*, Medicin. Centralblatt. 1873. p. 593.

[4]) *Toldt*, Wiener Sitzungsber. Bd. 69. 1874. Abth. III.

denn bei den früheren Beobachtern (mit Ausnahme *Rathke*'s [1]) findet sich auch nur der Gedanke angedeutet, dass sich die Urniere d. i. ihr Drüsentheil, oder das Peritonealepithel in irgend einer Weise an der Ausbildung der Niere betheiligen könne. Dennoch finden sich schon seit *Rathke* eine Anzahl von Bemerkungen, welche sich als Wahrscheinlichkeitsgründe anführen lassen für die Annahme, dass der typische Entwicklungsgang der bleibenden Niere doch mit demjenigen der Urniere übereinstimme.

Zwei einander diametral entgegenstehende Ansichten über die erste Entstehung der bleibenden Niere werden in den Handbüchern, wie in den Specialwerken vertreten; die Einen behaupten (*Kölliker, Waldeyer*), es entstehe dieselbe ganz und gar aus dem Harnleiter, welcher seinerseits aus dem *Wolff*'schen Gange hervorwachse, die Andern (*Rathke*, *Kupffer*, *Thayssen, Riedel*) sagen, es entstünden mindestens die *Malpighi*'schen Körperchen und gewundenen Harncanälchen aus besonderen Anlagen des Mesoderms, die erst später mit den vom Ureter hervorsprossenden Canälen in Verbindung träten. Würden die Ersteren Recht haben, so wäre die bleibende Niere eine Umbildung aus dem Harnleiter zunächst und indirect aus dem *Wolff*'schen Gange heraus: eine Homologie zwischen ihr und der Plagiostomenniere könnte dann in keiner Weise angenommen werden.

Es haben indessen, wie ich nach *Braun*'s, im hiesigen zoologisch-zootomischen Institut an Reptilien angestellten Untersuchungen auch für die übrigen Amnioten glaube behaupten zu dürfen, die Neueren Recht: auch die bleibende Niere entsteht, ähnlich wie die Urniere, aus der Verwachsung zweier ursprünglich getrennter Anlagen. Aus dem *Wolff*'schen Gange geht durch Knospung ein von hinten nach vorn zu wachsender, zuerst einfacher Canal hervor; bald treten an ihm segmentweise kurze Blindsäcke auf und diese verbinden sich secundär mit den schon vorher vorhandenen, ebenfalls ziemlich regelmässig segmentweise angeordneten Nierenbläschen oder Zellengruppen in ähnlicher Weise, wie sich bei Plagiostomen und bei der Urniere der Reptilien die segmentalen Einstülpungen des Peritonealepithels mit dem primären Urnierengang vereinigen. Damit wäre einer der wichtigsten Charactere in der Bildungsweise der Urniere auch für die Niere der Reptilien festgestellt. Ganz ähnlich ver-

---

[1]) *Rathke* sprach bekanntlich zuerst die Ansicht aus, es entstehe die Niere der Vögel aus „einer schleimstoffigen Absonderung und Ausscheidung der falschen Nieren“; diese Meinung nahm er indessen später in entschiedenster Weise zurück. (Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. 2. Theil 1833 p. 98).

halten sich nach *Bornhaupt* die Nieren des Hühnchens; er sagt kurz (l. c. p. 43): „Ueber die Entstehung der *Malpighi*'schen Körperchen in den bleibenden Nieren kann ich nur soviel mittheilen, dass sie ungefähr am 9. Tage, getrennt von den Anlagen der Nierencanälchen, ähnlich wie im *Wolff*'schen Körper entstehen." Etwas abweichend dagegen verhält es sich nach *Thayssen* und *Riedel* mit den Nieren der Säugethiere, bei denen, wie es scheint, von segmentaler Entstehung der Drüsenanlage der Niere keine Rede sein kann. Nach *Riedel* (l c.) sind die aus dem Harnleiter hervorsprossenden Sammelcanälchen der Niere umgeben von einem embryonalen Zellenlager, aus welchem, wie es scheint, ganz unregelmässig vertheilt die von ihm nach *Colberg*'s Vorgang sogenannten Pseudoglomeruli hervorgehen. Diese aber sind die ersten Anlagen der *Malpighi*'schen Knäuel und der Harncanälchen (mit Ausnahme der Sammelröhren, die aus dem Harnleiter hervorsprossen). Es fragt sich indessen, ob *Riedel* wirklich die Anlagen der ersten Pseudoglomeruli gesehen hat, und ob nicht vielleicht doch in ihrem ersten Auftreten, ganz ähnlich wie bei den Vögeln, eine gewisse Abhängigkeit von den Segmenten des Körpers zu bemerken sein wird. Aber selbst dann, wenn eine Segmentation derselben nicht vorhanden wäre, könnte dies doch nicht als Argument gegen die typische Uebereinstimmung mit der von Anfang an streng segmentirten Niere der Reptilien benutzt werden, denn auch bei den Plagiostomen tritt eine mehr oder minder weitgehende Verwischung der ursprünglich segmentirten Urnierenanlagen ein. Der viel wichtigere Character der Entstehung der Niere durch Verwachsung aus zwei ursprünglich getrennten Anlagen (Pseudoglomerulus und Sammelröhren des Harnleiters) ist dagegen durch *Thayssen* und *Riedel* auch für die Säugethiere, wie durch *Braun* für die Reptilien erwiesen; durch ihn schliesst sich somit die bleibende Niere auf's Engste an die Urniere der Amnioten oder an die Niere der Plagiostomen an.

Diese Parallele lässt sich selbst noch mehr in's Einzelne hinein durchführen. Die Pseudoglomeruli der embryonalen Säugethierniere (*Riedel*) sind wohl ohne Zweifel den Anlagen der *Malpighi*'schen Körperchen gleichzustellen, welche nach *Bornhaupt* unabhängig von den Nierencanälchen entstehen; sie sind nach der genauen Schilderung *Riedel*'s aber nicht die eigentlichen *Malpighi*'schen Körper, sondern nur die Bildungskörper für jene und für die gewundenen Harncanälchen. Sehr ähnlich verhält sich nun auch der blasig aufgetriebene Grund des Segmentalganges in der Niere der Plagiostomen; denn aus ihm geht sowohl ein Theil der Nierencanälchen, wie auch das eigentliche primäre *Malpighi*'sche Körperchen hervor. Ein Unterschied scheint freilich in Folgendem zu

bestehen. Bei Haien bildet sich nicht blos ein einziges *Malpighi*'sches Körperchen mit dem von ihm abtretenden Harncanälchen aus dem blasigen Segmentalgrund hervor, sondern mehrere, ja es scheint, als ob ein Theil desselben zeitlebens in embryonaler Form verharre und dadurch beständige Neubildungen von frischen *Malpighi*'schen Körperchen ermögliche. Bei den Säugethieren dagegen geht nach *Riedel* aus dem Pseudoglomerulus immer nur ein einziges, echtes *Malpighi*'sches Körperchen hervor; wenigstens sagt er nichts über ein weiteres Fortwachsen desselben. In keinem Falle aber kann dieser Gegensatz die typische Uebereinstimmung in der Ausbildung der *Malpighi*'schen Körperchen und gewundenen Harncanälchen bei der Niere der Amnioten und der Urniere verwischen; denn hier wie dort geht aus einem embryonalen Zellhaufen durch Auswachsen in der Richtung gegen den Harnleiter zu ein gewundenes Harncanälchen, nach der entgegengesetzten aber durch Einwuchern eines Gefässknäuels ein ächtes *Malpighi*'sches Körperchen hervor.

Alle diese Aehnlichkeiten sind indessen so lange noch keine Beweismittel für die Identität der bleibenden Amniotenniere mit der eigentlichen Niere der Plagiostomen, so lange nicht auch für jene die Abstammung aus einem Stratum nachgewiesen ist, welches morphologisch demjenigen entspricht, aus dem die Niere der Haie entspringt. Bei diesen ist die Entstehung der Segmentaldrüsen aus dem Peritonealepithel (Keimepithel) nachgewiesen; bei den Amnioten findet eine directe Entstehung der Nierenanlagen aus dem Keimepithel selbst wohl sicherlich nicht statt. Es fragt sich indessen, ob sich dieser Gegensatz nicht doch leicht wird aufheben lassen; der Versuch, dies zu thun, wird in allen Fällen das Gute haben, den eigentlichen Angelpunct der ganzen Frage scharf zu bezeichnen.

Kupffer[1]) ist der erste Beobachter, welcher mit Entschiedenheit darauf hinwies, dass der vom *Wolff*'schen Gang aus sich entwickelnde Harncanal in eine zellige Masse, die Niere, hineinwachse und der behauptete,[2]) dass die zuerst auftretenden Nierencanälchen isolirt vom Harncanal entstünden. Ueber den wesentlichsten Punct indessen, woher denn nun das zellige Blastem der Niere selbst komme, gibt er keine Auskunft; er neigt sich einerseits der Meinung zu, dass es nicht vom Epithel des Harncanals abstamme, andererseits vermag er doch die Möglichkeit nicht ganz abzu-

---

1) *Kupffer*, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn und Geschlechtssystems. Schultze's Archiv Bd. I. 1865 pag. 233 Taf. XV.

2) *Kupffer*, l. c. pag. 245.

weisen[1]), dass es doch wohl von ihm herkomme. Er suspendirt ausdrücklich eine Entscheidung über diesen Punct. Aber das frühzeitige Auftrêten eines Zellenstratums, aus welchem sich unabhängig vom Harnleiter die eigentlich secernirenden Theile der Niere entwickeln, ist durch ihn zweifellos dargethan; auch ist diese Angabe von allen späteren Untersuchern, vielleicht nur mit Ausnahme *Toldt's*[2]), bestätigt worden, wenngleich *Kupffer's* Ansicht von der in ihr stattfindenden, isolirten Entstehung aller Harncanälchen in der eben besprochenen Weise durch *Thayssen* und *Riedel* ein wenig eingeschränkt wurde.

Ueber die Herkunft dieser primitiven Nierenanlage aber, in welche secundär der Nierencanal oder der Harnleiter mit seinen Verzweigungen hinein wächst, giebt uns auch kein neuerer Beobachter Aufschluss; ein jeder nimmt dasselbe als gegeben an und jeder untersucht eben nur die Entstehung der typischen Nierentheile aus diesem Zellenstratum. Unstreitig viel wichtiger für die hier discutirten allgemeinen Fragen wäre es freilich gewesen, wenn man gerade diesen Punct zunächst in's Auge gefasst haben würde. Nur bei einem einzigen älteren, durch seine Gewissenhaftigkeit und Sorgfalt hervorragenden Embryologen finde ich eine hierauf bezügliche Angabe. *Rathke*[3]) sagt, er habe früher bei Vögeln vermuthet, „dass die bleibenden Nieren der Vögel aus einer schleimstoffigen Ausscheidung und Absonderung der falschen Nieren hervorgingen;“ aber ebenda lässt er diese Meinung gänzlich fallen, ohne sie genauer zu prüfen und zu verfolgen. Dies ist sehr zu bedauern, denn nun setzte sich das Dogma der, von der Urniere unabhängigen Entstehung der Niere fest, ohne dass die Unrichtigkeit der früheren Annahme eines Zusammenhanges zwischen beiden bewiesen worden wäre. Angenommen nun, es liesse sich doch zeigen, dass das indifferente Zellenstratum, aus welchem nach *Kupffer, Thayssen, Riedel* etc. die bleibende Niere hervorgeht, seinen Ursprung aus einer Wucherung eines bestimmten Abschnittes der Urnierenanlage nähme so wäre damit im Grunde genommen der Nachweis geliefert, dass die bleibende Niere der Amnioten nur der hinterste, spät auftretende und daher in seiner Bildungsweise eigenthümlich modificirte Abschnitt der Urniere der Wirbelthiere sei. Dann wäre auch endgültig die Homologie derselben mit der eigentlichen Niere der Plagiostomen erwiesen.

Dass diese Annahme in der That das Richtige trifft, ist durch die

---

1) *Kupffer*, l. c. pag. 243.
2) *Toldt.* l. c.
3) Entwicklungsgeschichte 2. Theil p. 98.

schon mehrfach angezogene Untersuchung von *Braun* für die Reptilien sehr wahrscheinlich gemacht worden. *Braun* hat nemlich gefunden, dass ein Zellstrang, welcher mit dem Peritonealepithel in Verbindung zu stehen und nur eine verdickte Leiste dieses letzteren zu bilden scheint, vom hinteren Ende jeder Urniere in dem Masse nach hinten wächst, wie hier neue Segmente entstehen, ohne aber anfänglich segmentale Einstülpungen zu bilden. Diese treten aber auf, sowie sich das hintere Urnierenende vom After entfernt und der definitive Harnleiter in Form eines ursprünglich einfachen Blindsackes aus dem *Wolff*'schen Gang hervorgebildet hat. Dieser letztere treibt segmentale, bald auch sich theilende Sprossen, ehe die segmentalen Nierenblasen zu Canälen geworden sind; später erst setzen sich diese, — aus welchen zweifellos wie bei Säugethieren die *Malpighi*'schen Körperchen und die gewundenen Harncanälchen hervorgehen —, mit jenen aus dem Harnleiter hervorgegangenen Sammelröhrchen in Verbindung. Da nun das Blastem, aus welchem die Nierenblasen entstehen, wohl ursprünglich mit der Urniere und wahrscheinlich auch mit dem Keimepithel in Verbindung steht, und jene ferner ebenfalls segmentweise, ziemlich genau den Körpersegmenten entsprechend, auftreten: so ist damit erwiesen, dass die bleibende Niere der Reptilien genau in derselben Weise entsteht, wie die Urniere, nemlich durch Verwachsen segmentaler Einsenkungen von einem Zellenlager her, das aus dem Peritonealepithel entsteht, mit einem zweiten ausführenden Abschnitt, der seinen Ursprung aus dem *Wolff*'schen Gange nimmt. Damit aber ist auch der Beweis geliefert, dass die bleibende Niere der Amnioten nur der hinterste Abschnitt der Urniere sein kann, welcher gleichzeitig mit der Verspätung in seinem Auftreten auch in seinen morphologischen Beziehungen einige, den Typus nur unwesentlich modificirende Veränderungen erfahren hat.

Diese Abweichungen vom Typus des Entwicklungsganges der embryonalen Urniere müssen hier noch einmal zusammengefasst werden, obgleich sie schon im Wesentlichen oben angedeutet wurden.

Es unterscheidet sich zunächst die bleibende Niere der Amnioten von der eigentlichen Niere der Plagiostomen dadurch, dass sie viel später auftritt, als der hinterste Abschnitt der Urniere (resp. der *Leydig*'schen Drüse); bei Plagiostomen wird die ganze Niere auf einmal in ununterbrochener Entwickelung von vorn nach hinten angelegt, bei den Amnioten tritt eine verschieden lange Pause zwischen dem Erscheinen der zwei Hauptabtheilungen der Niere ein: die *Leydig*'sche Drüse wird hier zur sogenannten Urniere dadurch, dass die eigentliche Niere viel später und scheinbar unabhängig von ihr entsteht. Derartige Zeitverschiebungen im Auftreten einander morphologisch entsprechender Glieder beweisen aber

nichts gegen die Homologie; ich erinnere hier nur an die gänzlich umgekehrte Zeitfolge im Auftreten der doch morphologisch gleichwerthigen Gliedmassen bei den Amphibien.

Ein zweiter Unterschied besteht darin, dass sich die Niere der Plagiostomen durch isolirte Einsenkung ihrer Segmentalanlagen direct vom Peritonealepithel her bildet, während die Segmentalbläschen der bleibenden Amniotenniere aus einem zelligen Blastem hervorgehen, welches bei den Reptilien zuerst als verdickte Leiste des Peritonealepithels entsteht; wirklich hohle Segmentalgänge treten hier niemals auf. Aber unwesentlich ist offenbar die Form der segmentalen Einstülpungen, wesentlich (und in beiden Fällen ganz gleich) dagegen nur die Entstehung aus dem Peritonealepithel und die ursprünglich segmentale Anlage der Nierenbläschen. So erscheint diese Abweichung auch wieder nur als eine weitere, nach bestimmter Richtung hin erfolgte Umbildung eines einfacheren primären Vorganges; denn für die allgemeine Feststellung des typischen Entwicklungsganges ist es offenbar ganz gleichgültig, ob sich die segmentalen Nierenbläschen direct aus dem einschichtigen Peritonealepithel oder aus einer, aus diesem entstandenen Zellleiste heraus in das Mesoderm einsenken. Die Ausbildung einer solchen Keimepithel-Zellleiste als Vorläufer der eigentlichen Nierenanlagen kann daher auch nicht als Argument gegen die morphologische Gleichstellung der Niere der Amnioten und der Plagiostomen benutzt werden; dagegen bildet sie, wie es scheint, eine für die Amnioten allerdings besonders characteristische Eigenthümlichkeit.

Ein dritter und der wesentlichste Unterschied endlich muss darin gesehen werden, dass sich bei der gesammten Niere der Plagiostomen und der Urniere der Amnioten (wenigstens der Reptilien nach *Braun*) der Urnierengang in keiner Weise an der Ausbildung der Harncanälchen nachweisbar betheiligt, während der aus dem *Wolff*'schen Gang entspringende Harncanal der bleibenden Niere der Amnioten dies zweifellos thut; es gehen eben aus ihm die Sammelcanälchen hervor. Gegen die Homologisirung der Niere der Amnioten mit derjenigen der Plagiostomen spricht indessen auch dieser Unterschied nicht; denn es ist dafür offenbar ganz gleichgültig, ob sich die segmentalen Nierenanlagen direct mit dem Urnierengang, oder mit einem aus diesem secundär entstandenen Canal oder Blindsack vereinigen. In der besonderen Durchführung des typisch übereinstimmenden Entwicklungsganges darf eben nur eine, für die specielle Gruppe der Amnioten characteristische Modification des letzteren gesehen werden.

Dieser aber lässt sich hiernach für die gesammte Niere der Plagiostomen, wie der Amnioten in folgender Weise beschreiben. Es entsteht

aus dem Keimepithel direct (bei den Plagiostomen und den Urnieren der Amnioten) oder indirect (durch die Peritonealzellleiste bei der bleibenden Niere der Amnioten) der Drüsentheil der Niere in Form segmentaler Einstülpungen in das Mesoderm hinein (hohl bei den Plagiostomen, solide bei den Amnioten); sie verbinden sich mit dem einfachen Urnierengang direct (bei den Plagiostomen und der Urniere der Amnioten), oder indirect mit dem aus jenem hervorgewachsenen Harnleiter (bei der bleibenden Niere der Amnioten). Ihrer Entstehung, Lagerung und Umbildung nach entspricht die *Leydig*'sche Drüse als vorderer Abschnitt der ganzen Plagiostomenniere der sogenannten Urniere der Amnioten, die eigentliche Niere der Haie aber der bleibenden Niere der letzteren. Eigentliche (hohle) Segmentalgänge kommen weder in der Urniere, noch in der bleibenden Niere der Amnioten vor; dagegen fehlen der Niere der Plagiostomen die aus dem Harncanal der Amniotenniere entstandenen Sammelröhrchen. Die Canäle der Nierenknäuel in der Plagiostomenniere entsprechen somit nur dem Rindenabschnitt der bleibenden Niere, in welchem die gewundenen Harncanälchen und die *Malpighi*'schen Körperchen liegen.

Es könnte scheinen, als ob mit den in diesem Abschnitt geschilderten Resultaten nichts wesentlich Neues gewonnen sei, denn sowohl *Foster & Balfour* in ihren „Elements of Embryology“, wie *Götte* in seiner Entwicklungsgeschichte der Unke sprechen auch die Meinung aus, dass bleibende Niere und Urniere nur als Theile eines und desselben morphologischen Gliedes anzusehen seien. Ich sehe mich bei ihnen indessen vergebens nach Beweismitteln für diese Ansicht um. *Foster & Balfour* [1]) sagen nur, dass aus der Entwicklungsweise der Niere die Homologie mit der Urniere folge; aber sie geben weder für diese, noch für jene den wirklichen Entwicklungsgang an. Das einzige, von ihnen angeführte Argument ist die Thatsache, dass in beiden Fällen eine Verwachsung zwischen zwei verschiedenen Theilen erfolgt; aber dies allein kann doch unmöglich als beweisend angesehen werden der anderen Thatsache gegenüber, dass sie die bei Reptilien nachgewiesene Entstehung der Urnierenanlage aus dem Peritonealepithel heraus bei dem Hühnchen nicht erkannt haben. Auch *Götte* liefert keine Beweise für seine Ansicht, die, wie mir scheint, überhaupt in einige Unklarheit gehüllt ist. Er fusst auf der Deutung *J. Müller's*; er nimmt ohne Weiteres mit ihm als sicher an, dass das *Müller*'sche Knäuel der Amphibien wirklich der Urniere der Amnioten, ihre bleibende Niere aber auch der bleibenden Niere der letztere homolog sei. Nun sucht er jene *Müller*'sche Drüse der Amphibien als echte Nierenan-

---

1) *Foster & Balfour* l. c. p. 184.

lage in recht gezwungener Weise zu retten, indem er eine Höhle, welche später zum vordern Ende der Leibeshöhle wird, als „Harncanalkapsel“ (l. c. p. 825) bezeichnet, weil in ihm ein Glomerulus vorhanden sein und die Urniere sich in sie öffnen soll. Von der bleibenden Niere der Amphibien beschreibt er dann (l. c. p. 828) richtig die Entstehung, „es dringen die grosszelligen Urogenitalfalten jederseits in eine Reihe von schlauchförmigen Sprossen zwischen die Aeste und die Stammvenen ein“. Sie entstehen also nicht aus dem Urnierengang heraus. Umgekehrt scheint er sich für die bleibenden Nieren der Amnioten auf die Seite *Waldeyer*'s zu neigen (l. c. p. 836—837), welcher diese aus dem Urnierengang abstammen lässt. Trotzdem er aber so selbst einen scharfen Gegensatz zwischen beiden hervorhebt, identificirt er sie dennoch, ja er wirft sogar auch die *Müller*'sche Drüse der Amphibien mit ihnen und auch mit der Urniere der Amnioten zusammen, obgleich sie ihrer Entstehung, wie Structur nach von beiden gleich sehr unterschieden ist. Da hilft er sich denn schliesslich zur Begründung seiner Ueberzeugung, „dass die beiderlei Harnorgane aller Vertebraten sich nicht morphologisch, sondern nur physiologisch, nach der verschiedenen Zeit ihrer Entstehung und Wirksamkeit von einander trennen liessen“, mit dem theilweise sogar falschen Satze, „dass die beiderlei Harnorgane der Batrachier und ihre Homologa bei den Fischen im Grunde genommen bei dem gemeinsamen Ursprunge aus der Urogenitalfalte sich gar nicht unterscheiden.“ Soll hier der gemeinsame Ursprung aus der Urogenitalfalte das entscheidende Moment liefern? Dann wären auch die Keimdrüsen morphologisch identisch mit den Nieren. Oder soll dies durch den behaupteten Mangel aller Unterschiede im Ursprung gegeben sein? Da wüsste ich denn allerdings wenig Organ-Glieder einer und derselben Keimschicht zu nennen, die sich in Bezug auf ihre erste Entstehung so sehr von einander unterschieden, wie es die beiderlei sogenannten Nieren der Amphibien thun. Kurz, der *Götte*'sche Versuch, *Müller*'sche Drüse Urniere und bleibende Niere als Glieder eines Systems nachzuweisen, scheint mir vollständig misslungen zu sein.

Bei den höheren Amnioten entsteht, wie bekannt, ein *Urogenitalsinus* durch Verwachsung der Ausführgänge der Keimdrüsen mit denen der bleibenden Niere. Ein solcher kommt bei den Plagiostomen (und überhaupt bei den Anamnia) nie vor, obgleich auch hier eine Verwachsung der Ausführgänge des Urogenitalsystems eintritt. Beim Männchen ist diese Vereinigung vollständig, wie bei den Säugethieren; trotzdem ist der Gegensatz ganz scharf. Bei diesen vereinigen sich die Samenleiter (*Leydig*'schen Gänge) mit den Harnleitern ventral vom Darm und dadurch kommt die einfache Urogenitalöffnung vor die Afteröffnung zu liegen; bei

den Haien verbinden sich *Leydig*'sche Gänge und Harnleiter dorsal vom Darm zu einer Penishöhle, deren median liegende Oeffnung dem entsprechend auch nur an der dorsalen Wand der Cloake liegen kann. Würde diese Penispapille weiter nach hinten zum After hinaus verlängert werden, so könnte sie sich nie vor der Afteröffnung, sondern immer nur hinter derselben öffnen. Ein solches Verhältniss tritt bekanntlich bei manchen Knochenfischen ein. Morphologisch entspricht also die Penispapille der Plagiostomen in keiner Weise dem Penis der höheren Amnioten. Noch grösser ist der Unterschied bei den Weibchen; diese haben bei den Amnioten ebenfalls einen Urogenitalsinus, bei den Plagiostomen aber nicht einmal eine Vereinigung der Geschlechtswege mit dem Harnleiter, die vielmehr ausnahmslos getrennt von einander in die Cloake einmünden. Der so zwischen den Säugethieren und Plagiostomen bestehende Gegensatz wird aber wieder aufgehoben durch die Cloakenbildung der Reptilien und Vögel, durch welche diese amnioten Thiere sich zwischen jene stellen. So tritt uns auch hier wieder eine allmälige Umbildung in verschiedener Richtung aus einer ursprünglich gleichartigen Anlage entgegen; je nachdem die ursprünglich immer getrennt angelegten Ausführgänge des Urogenitalsystems sich gar nicht, dorsal über dem Darm, oder ventral unter ihm vereinigen, entstehen die verschiedenen bekannten Formen der Geschlechtscloaken oder des vom Darm unabhängigen Genitalsinus.

Auch die *rudimentären Theile* des Urogenitalsystems der Amnioten müssen hier noch im Zusammenhang und im Vergleich mit dem der Plagiostomen besprochen werden. Es liegt auf der Hand, dass bei der vollständigen Identität in der ersten Entstehung der Urniere bei den genannten Thieren die sämmtlichen Abschnitte derselben, welche bei den Plagiostomen so ziemlich unverändert bestehen bleiben, bei den Amnioten als rudimentäre Organe gefunden werden können. In Bezug auf die Homologien der rudimentären Ausführungscanäle kann keine Unklarheit herrschen. Man ist längst darüber im Klaren, dass die *Gärtner*'schen Canäle der weiblichen Wiederkäuer den *Wolff*'schen Gängen oder Samenleitern entsprechen, der Uterus masculinus der männlichen Säuger aber den *Müller*'schen Canälen oder Eileitern; *Leydig* [1]) hat diese Parallele zuerst in allgemeinster Weise bis zu den Reptilien herabgeführt, bei denen er gleichfalls dieselben Rudimente vorfand. Dass nun auch die Plagiostomen die gleichen Abschnitte aufweisen, ist aus dem Früheren ohne Weiteres ersichtlich. Ein Unterschied besteht bei den Weibchen nur insofern, als die Reduction des *Leydig*'schen Ganges nicht eintritt; denn

---

[1]) *Leydig*, Lehrbuch der Histologie 1857 u. Deutsche Saurier.

dieser fungirt zeitlebens noch als Ausführgang der bestehen bleibenden *Leydig*'schen Drüse. Anders liegt die Sache bei den Männchen. Bei diesen bildet sich, (Chimaera allein ausgenommen), wie es scheint, niemals ein echter *Müller*'scher Gang aus, sodass streng genommen von einer Homologie der männlichen Tuben und des Uterus masculinus mit den analogen Theilen der Amnioten nicht die Rede sein kann. Dies hängt offenbar von dem, in einem früheren Capitel besprochenen verschiedenen Verhältniss in der primären Anlage der Urnierengänge bei beiden Thiergruppen ab.

Ziemlich unklar sind indessen noch die Beziehungen der Rudimente der Urniere bei den Amnioten zu der bestehen bleibenden *Leydig*'schen Drüse der Plagiostomen. Will man nicht weiter in die Einzelheiten eindringen, so kann man allerdings leicht die von *Waldeyer* eingeführte Unterscheidung der zwei Abtheilungen der Urniere in Geschlechtstheil und Nierentheil auch hier anwenden; jener wird beim Männchen zum Nebenhoden, dieser bleibt dagegen in beiden Geschlechtern in typischer Weise bestehen. Jener Abschnitt entspricht somit ganz im Allgemeinen dem Epoophoron (*Waldeyer*) und der Epididymis, dieser dem Paroophoron (*Waldeyer*) und der Paradidymis (*Waldeyer*).

Schwierig wird jedoch die Sache, sobald es sich darum handelt, die einzelnen, von den Autoren beschriebenen verschiedenen Rudimente der Urniere bei den verschiedenen Amnioten richtig zu deuten. Einmal geht aus meiner Darstellung von Bau und Umbildung der *Leydig*'schen Drüse der Plagiostomen — welche der Urniere der Amnioten entspricht — hervor, dass der zum Nebenhoden sich verwandelnde Geschlechtstheil derselben sehr verschieden lang sein kann und gar nicht einmal immer das vorderste Ende derselben zu sein braucht. Es könnten sich also auch bei höheren Thieren, wie bei Haien, noch Rudimente der Urniere vorfinden, welche weder zur Epididymis (resp. Epoophoron), noch zur Paradidymis (resp. Paroophoron) zu gehören brauchten; und es könnten ebensogut Theile des hinteren Abschnittes der Urniere hier zum Paroophoron und dort zum Epoophoron werden. Es lässt sich eben eine strenge Homologie nicht wohl durchführen, weil die Zahl der, die beiden Hauptabtheilungen der Urniere zusammensetzenden Segmentalorgane durchaus wechselnd ist. Dazu kommt zweitens, dass in jedem Segmentalorgan zweierlei verschieden gebaute Canäle vorkommen, flimmernde und der Wimpern entbehrende. Aus der verschiedenartigen Beschaffenheit der Canäle des Epoophoron und des Paroophoron ist also auch nicht ohne Wei-

[1]) s. *Waldeyer*, Eierstock und Ei, pag. 140 sqq.

teres die Homologie der rudimentären Theile zu bestimmen; und es lässt sich ferner sehr wohl denken, dass der flimmernde segmentale Abschnitt des Epoophoron sich weiter nach hinten hin, derjenige des Paroophoron nach vorn hin ausgedehnt habe; oder dass ebenso die nicht flimmernden Canälchen der beiden Abschnitte gleichfalls ihre ursprüngliche Lage verändert hätten. Da dem Nierentheil sowohl, wie dem Geschlechtstheil diese beiderlei Canäle gleichmässig zukommen, so könnten sie beide in jedem Rudimente vorkommen, ebenso aber könnten in beiden auch grade dieselben Canäle, die flimmernden oder die nichtflimmernden, zurückgebildet werden. Hierauf hat man bisher gar keine Rücksicht genommeu und auch nicht wohl nehmen können, da die typische Structur eines segmentalen Abschnittes (Segmentalorganes) der Urniere bislang gänzlich unbekannt war. Als weitere Erschwerung für die Möglichkeit der Homologisirung der einzelnen rudimentären Urnierenabschnitte kommt endlich noch Folgendes hinzu. Es ist eine bekannte Thatsache, dass ein und dasselbe Glied einer Thierreihe in einer Familie seine ursprünglich typische Form unverändert beibehalten, in einer andern sie entweder durch Rückbildung oder aber auch durch Umbildung nach einer besonderen Richtung hin verändern kann. Diese Möglichkeit weiterer Ausbildung kommt jedem Gliede zu und so könnte man vornherein erwarten, dass auch die Urniere sich in dieser oder jener Thiergruppe zu einem besonderen Gliede (oder Organ) umzubilden vermöchte, welches dann weder mehr eine typische Urniere, noch auch ein Rudiment derselben, sondern ein nach neuer Richtung hin entwickeltes neues Organ sei. Diese Möglichkeit ist, wie gesagt, nicht zu bestreiten; dann aber wären die, durch Umwandlung eines Theiles der Urniere hervorgegangenen Organe weder mit der Urniere selbst, noch mit Rudimenten derselben zu vergleichen. Dergleichen scheint nun in der That bei Reptilien vorzukommen; wenigstens finde ich an den von *Leydig* entdeckten Resten [1]) der Urnieren bei Eidechsen eigenthümliche Zellstränge, welche mit dem Epoophoron oder der Epididymis zusammenhängend, doch ein eigenthümliches Organ zu bilden scheinen, das durchaus nicht den

[1]) *Waldeyer* macht einige hierauf bezügliche Angaben über die Eidechse (Eierstock und Ei p. 143, 144), welche aber zur Entscheidung über die hier aufgeworfene Frage nicht ausreichen, da er die Entstehung der einzelnen Theile nicht untersucht hat. Er nennt den bekannten gelben Körper, der in der That, wie *Waldeyer* richtig bemerkt, gar nichts mit einer Nebenniere zu thun hat, das Parovarium (=Paroophoron), die Gruppe kleiner flimmernder Cysten, die von *Leydig* 1853 entdeckt wurde, das Epoophoron. Dies letztere aber liegt nach *Leydig* hinter jenem, während nach *Waldeyer*'s Schema (Eierstock und Ei Taf. VI Fig. 59) die Lage grade umgekehrt sein sollte. Ich meinerseits halte den goldgelben Körper gar nicht für ein

Eindruck eines rudimentären Organs (auch beim Weibchen nicht) macht. Es möge diese Andeutung — die ich momentan nicht weiter auszuführen vermag — genügen, um zu zeigen, dass eine genauere Untersuchung der Umbildungen, welche die Urniere der Amnioten erfährt, auch gewiss manche Resultate zu liefern, aber freilich auch nur dann zu bringen vermag, wenn man als Basis für dieselbe den jetzt bekannten Entwickelungstypus der Niere aus isolirten Segmentalorganen festhält.

Die allgemeineren Resultate der jetzt beendigten Vergleichung des uropoetischen Systems der Amnioten mit dem der Plagiostomen habe ich in Tafel XVI im Schema F und J auszudrücken versucht. Dabei habe ich, um dem Auge gleich die Homologieen vorzuführen, zur Bezeichnung der einander entsprechenden Theile dieselben Farben benutzt, wie bei den Plagiostomenschemata. Schema F a ist das Schema für die primäre Anlage der Urniere bei den Reptilien nach *Braun*'s Beobachtungen. Schema F b giebt die gleiche Anlage für Vögel und Säugethiere nach den vorhandenen Beobachtungen; denn für diese bleibt erst der Beweis zu liefern, dass auch hier die Urnierenbläschen segmentweise vom Peritonealepithel her entspringen. Schema J stellt das Urogenitalsystem einer einjährigen weiblichen (J a) und einer einjährigen männlichen (J b) Eidechse dar; bei beiden ist die Urniere mit allen ihren typischen Theilen bis dicht an den After heran zu verfolgen. Die eigentliche Niere hätte eigentlich, da sie der Niere der Plagiostomen entspricht, roth gefärbt sein sollen; ich habe sie nichts destoweniger bloss mit schwarzem Rande bezeichnet, um anzudeuten, dass sie doch durch die Betheiligung des *Wolff*'schen Ganges an ihrer Entstehung und durch die den Plagiostomen fehlenden Sammelcanälchen vor derjenigen der Haie recht sehr ausgezeichnet ist.

B. Die ohne Amnion sich entwickelnden Wirbelthiere (*Anamnia*). Bei diesen ist die Mannichfaltigkeit in Structur und Entstehungsweise der Harnapparate grösser, als bei den Amnioten; es ist daher rathsam, die einzelnen Ordnungen gesondert für sich mit den Plagiostomen zu vergleichen. Ich beginne mit den Amphibien und Ganoiden, welche sich in dieser Gruppe auf's Engste an die Selachier anschliessen, soweit wir wissen; denn leider fehlen uns alle Beobachtungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems bei den Ganoiden.

---

den Rudimenten der Urnieren anderer Amnioten vergleichbares, sondern für ein umgebildetes, eben nur den Reptilien zukommendes Organ; und es entwickelt sich dasselbe, wie *Rathke* (Entwicklungsgeschichte der Natter p. 158, 208) ganz richtig angibt, schon zu einer Zeit, zu welcher eine Rückbildung des *Wolff*schen Körpers noch gar nicht begonnen hat.

B I. Die Niere der Amphibien. Est ist bekanntlich schon seit Langem die Ansicht ausgesprochen worden, dass die Niere des geschlechtsreifen Amphibium's der Urniere der Amnioten zu vergleichen sei. Diese Auffassung ist jetzt etwas zu modificiren Wir haben oben gesehen, dass die Urniere der Amnioten nur dem vorderen, von mir als *Leydig*'sche Drüse bezeichneten Theil der Plagiostomenniere entspricht, ihre bleibende Niere aber dem hinteren Abschnitte der letzten, der eigentlichen Niere zu vergleichen ist. Wir werden hiernach auch bei den Amphibien nach den beiden Abtheilungen zu suchen haben und sie lassen sich in der That recht deutlich bei Männchen nachweisen, während sie beim Weibchen niemals scharf unterschieden zu sein scheinen. Schon aus *Bidder*'s Figur[1]) von dem männlichen Urogenitalsystem von Triton taeniatus, sowie aus den ähnlichen Darstellungen anderer Forscher (*Leydig, Lereboullet, Martin St. Ange* etc. etc.) geht dies hervor. Der vordere wenig compacte Nierenabschnitt entspricht der *Leydig*'schen Drüse, er wird zum Nebenhoden und er lässt, genau wie bei Plagiostomen und den Amnioten einen (vorderen?) Geschlechtstheil und einen hinteren Nierentheil erkennen. Von ihm scharf abgesetzt ist der hintere Nierenabschnitt, die eigentliche Niere, nur bei den Männchen durch Ausbildung eines besonderen Harnleiters; bei den Weibchen dagegen (Taf. XVI Schema L vom Landsalamander) bildet sich kein eigentlicher Harnleiter aus und es setzen sich demzufolge auch die einzelnen Harncanälchen in ziemlich gleichen Abständen an den *Leydig*'schen Gang an. Die *Leydig*'sche Drüse verkümmert bei den weiblichen Amphibien so wenig, wie bei den Plagiostomen.

In dieser Beziehung stehen sich also die beiden erwähnten Thiergruppen ungemein nahe; in Bezug auf die Ausführgänge und die Verbindung mit den Keimdrüsen herrscht indessen zwischen ihnen nicht ganz vollständige Uebereinstimmung. Genau, wie bei Plagiostomen, ist im weiblichen Geschlecht der Eileiter in seinem ganzen Verlaufe vom *Leydig*'schen Gange getrennt; er mündet, getrennt vom Harnleiter in die Cloake (Taf. XVI Schema L). Bei den Männchen ist auch fast ausnahmslos die Tube vorhanden nach *Leydig*'s [2]) hübscher Entdeckung; wenn eine solche männliche Tube vorkommt, scheint sie auch häufig einen Tubentrichter zu haben. Hierdurch schon unter-

[1]) *Bidder*, Vergleichend anatomische und histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. 1846 Taf. II Fig. IV.

[2]) *Leydig*, Fische und Reptilien etc. Berlin 1853.

scheiden sich die Amphibien von den eigentlichen Selachiern, nicht aber von Chimaera. Ehe der *Leydig*'sche Gang des Männchens sich an die Cloake ansetzt, nimmt er noch den *Müller*'schen Gang oder die männliche Tube auf. Die Beziehungen zu den Genitaldrüsen sind wenigstens zum Theil dieselben, wie bei den Plagiostomen; der *Müller*'sche Gang wird Eileiter, der *Leydig*'sche dagegen Samenleiter; da zugleich der vordere Abschnitt, die *Leydig*'sche Drüse, als solche bestehen bleibt in beiden Geschlechtern, so ist auch hier der *Leydig*'sche Gang, wie bei den Plagiostomen, als Harnsamenleiter zu bezeichnen.

Bidder hat zuerst einen am Innenrande der *Leydig*'schen Drüse verlaufenden Nierenrandcanal beschrieben, welcher zu den vasa efferentia und den *Malpighi*'schen Körperchen genau in derselben Lagerungsbeziehung steht, wie der von mir bei einigen Haien (Centrina, Mustelus, Scymnus) aufgefundene Nierenrandcanal, es fragt sich indessen, ob er morphologisch diesem letzteren wirklich entspricht; die Parallelisirung mit ihm wird nemlich durch gleich zu erwähnende Verhältnisse so lange unmöglich gemacht, als die Entwicklungsweise dieser Theile in Dunkel gehüllt bleibt, wie dies bisher der Fall war.

Abgesehen von geringfügigen Unterschieden lässt sich, wie man sieht, die Gleichstellung des Harnapparats der Amphibien mit dem der Plagiostomen in recht vollständiger Weise durchführen; und man gewinn hier dasselbe Resultat, wie vorhin schon, dass die Amphibienniere in ihren zwei Hauptabtheilungen der Urniere und der bleibenden Niere der Amnioten zusammengenommen entspricht.

Gestört wird indessen einstweilen diese Homologie durch die gleichzeitig von zwei verschiedenen Seiten her gemachte Entdeckung vom Vorkommen echter Wimpertrichter im ganzen Verlaufe der Amphibienniere. *Spengel*[1]) hat, wie ich glaube, in der Publication dieser Entdeckung einen kleinen Vorsprung vor *Meier*[2]), dessen gedruckte Mittheilung mir erst im

---

[1]) *J. W. Spengel*, Wimpertrichter in der Amphibienniere. Medicin. Centralbl. 1875 No. 23.

[2]) *F. Meyer*, Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig. 1875. p. 38 (Sitzung vom 30. April).

Anhangsweise will ich mir hier einige Bemerkungen gegen die sonderbare Auffassung *Meyer*'s erlauben, obgleich ich eigentlich diesen Punct nicht zu discutiren habe. Er nennt die Trichter Stomata, und er behauptet, am Ende derselben viele Lymphkörper gefunden zu haben (p. 43). Offenbar ist er bestrebt, sie nicht als Theile der eigentlichen Niere, sondern des Lymphgefässsystems nachzuweisen: er sagt hier (wie auch für die Haie) ausdrücklich, dass er ihren Uebergang in die Harncanälchen nicht habe erkennen können. Wenn er sich indessen nur ein einziges

Juni zukam. Beide stimmen in einzelnen Angaben recht gut überein, so namentlich in dem hier für mich besonders wichtigen Umstande, dass die Zahl dieser frei in die Leibeshöhle sich öffnenden Wimpertrichter eine ganz ausserordentlich grosse ist. Einstweilen ist daher die Bezeichnung derselben als Segmentaltrichter auch ganz unanwendbar, da sie entschieden bei den erwachsenen Thieren gänzlich unabhängig von der Zahl der Segmente des Thieres sind. *Meier* hat indessen eine Angabe, welche hier auf die Spur zu helfen vermag. Er giebt an (l. c. p. 43), bei einer Larve von Rana temporaria mit entwickelten Hinterbeinen nur 10 dieser Trichter — die er Stomata nennt — gefunden zu haben. Diese Zahl stimmt so ziemlich mit der Menge der Körpersegmente. Wie, wenn nun aus diesen vielleicht primitiven Trichtern, die man dann ganz gut als Segmentaltrichter bezeichnen könnte, durch Theilung oder Knospung die später so ungemein grosse Zahl der definitiven Trichter hervorginge? Dass eine Vermehrung derselben mit zunehmender Grösse stattfindet, geht zweifellos aus *Meier*'s Angaben hervor; er findet bei einem $3^{ctm.}$ langen Froschmännchen 22, bei einem von $3{,}8^{ctm.}$ Länge sogar schon 65 solcher Trichter. Angenommen nun, jene Vermuthung, dass die ersten 10 Trichter wirklich echte Segmentaltrichter seien, wäre richtig: so wäre damit auch die typische Uebereinstimmung mit der Plagiostomenniere erwiesen und zugleich der Beweis geliefert, dass hier bei den Amphibien ein Glied der Urniere in eigenthümlicher, das Verständniss erschwerender Weise umgebildet wurde, welches in typischer Form allein bei den Plagiostomen bestehen bleibt, bei den höheren Wirbelthieren aber fast ganz zu Grunde geht (soweit wir wissen!). Wir werden bald sehen, dass auch die Knochenfische uns ein ähnliches Beispiel einer ihnen allein eigenthümlichen Weiterentwickelung eines embryonalen Organes liefern.

Mal das vorderste Ende einer Tritonenniere frisch in Salzlösung angesehen hätte, so würde er ohne jegliche Mühe erkannt haben, dass der vom Trichter beginnende Wimpercanal mit einem zweiten ebenfalls wimpernden, vom *Malpighi*'schen Körperchen herkommenden sich verbindet und dass die Richtung der Wimperströmung in beiden Wimpercanälen gegen den Harncanal zu und in diesen hineintritt, welcher durch ihre Vereinigung gebildet wird. Dass *Meyer* sich mit seiner Behauptung, auch die Segmentaltrichter der Haie gingen in Lymphdrüsen über, vollständig auf dem Holzwege befindet, habe ich oben schon nachgewiesen. Es wird die medicinische Nierenphysiologie genöthigt sein, auf diese Trichter Rücksicht zu nehmen, und alle Versuche, sich derselben zu entledigen, indem man sie in die Rumpelkammer der Lymphdrüsen wirft, werden, ich bin dessen sicher, scheitern müssen bei der Leichtigkeit, mit welcher sie in ihrer typischen Verbindung mit unzweifelhaften Harncanälchen bei den Tritonen (und ebenso, aber mit etwas mehr Mühe bei vielen andern Amphibien) nachzuweisen sind.

Natürlich ist der Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme nur entwicklungsgeschichtlich zu liefern; einstweilen fehlen uns leider fast alle brauchbaren Angaben zu dem Versuche dazu. Indem ich das Wenige in dieser Beziehung Bekannte zusammenstelle, komme ich gleichzeitig auch zur Besprechung eines Organs, welches nach meiner Ueberzeugung nur für die Knochenfische und Cyclostomen Bedeutung hat, von dem Pathologen *Müller* in Jena aber neuerdings zu ganz unverdienter allgemeiner Wichtigkeit künstlich heraufgeschraubt wurde. Ich meine die sogenannte *Müller-Wolff*'sche Drüse der Amphibien.

Bekanntlich treten die beiden Theile der Niere — der Ausführgang und der Drüsentheil — nicht zu gleicher Zeit auf; der letztere erscheint sehr viel später, als der erstere, während sich bei den Plagiostomen beide fast gleichzeitig anlegen. Für die Homologisirung ist es indessen ganz gleichgültig, ob das Zeitintervall, welches zwischen dem Auftreten zweier ursprünglich getrennt angelegter Glieder liegt, klein (wie bei den Plagiostomen), oder gross (wie bei den Amphibien) ist. In beiden Thiergruppen aber wird zuerst der einfache, mit einem Trichter sich in die Leibeshöhle öffnende Urnierengang angelegt und die Urniere entsteht hier, wie dort durch Einsenkungen des Perithonealepithels in das Mesoderm, um erst secundär (früh bei den Haien, spät bei den Amphibien) mit dem Urnierengang zu verwachsen. *Götte*[1]) gebührt das Verdienst, zuerst die Entstehung der Harncanälchen der Amphibienniere aus solchen Peritonealeinsenkungen nachgewiesen zu haben; eine Beobachtung, welche *Spengel* an verschiedenen Amphibien bestätigt hat. Es fragt sich indessen, ob diese Einsenkungen, die ursprünglich zweifellos solide sind, segmentweise auftreten, also wirklich Anfänge echter Segmentalorgane sind; doch zweifle ich nicht daran, dass dem so sei, oder dass die etwa vorkommenden Abweichungen noch einmal befriedigend aufgeklärt werden mögen, weil sonst von einer Homologie zwischen der Niere der Amphibien und derjenigen der Plagiostomen und Amnioten gar nicht die Rede sein könnte. Ich glaube um so sicherer die Annahme, dass die scheinbar principielle Verschiedenheit in der ersten Entstehung der Amphibienniere und der Plagiostomenniere nur eine später erworbene, durch Umbildung des früher übereinstimmenden Entwicklungsganges entstandene sei, machen zu können, als durch *Braun* für die Urniere der Reptilien der Nachweis einer ganz strengen segmentalen Entstehung geliefert worden ist. Wenn die Uebereinstimmung zwischen zwei, doch sonst recht weit auseinanderstehenden Thiergruppen eine so vollständige ist, so darf man nicht annehmen, dass

[1]) *Götte*, Entwicklungsgeschichte der Unke 1875 pag. 828 sqq.

zwischen den, einander viel näher stehenden Amphibien und Plagiostomen ein vollständiger Gegensatz herrsche. Man muss vielmehr suchen, diesen letzteren zu beseitigen, indem man nachweist, wie die (unsegmentirte?) erste Anlage der Urniere bei den bis jetzt darauf untersuchten Amphibien entstanden sein möge aus einer ursprünglich segmentirten; denn dass sie bei den Amphibien stark umgebildet wird, lehren die oben angezogenen Beobachtungen *Meier*'s unwiderleglich. Diesen Punct hat also die Forschung zunächst in's Auge zu fassen. Auch über die weitere Umbildung der Niere selbst, die Umwandlung ihrer primären Einsenkungen in die von *Meyer* beobachteten, wenig zahlreichen Wimpertrichter der zweibeinigen Larve, die Entstehung der vasa efferentia aus Segmentalgängen und das Auftreten der primären *Malpighi*'schen Körperchen fehlen alle Beobachtungen. Es giebt also auch das Schema E 6 auf Taf. XVI nur meine, zum Theil hypothetische Annahme wieder, dass auch bei den Amphibien die Niere entstehe durch Vereinigung gesonderter Segmentalorgane mit dem primären Urnierengang; und die weiter oben versuchte Homologisirung der einzelnen Abschnitte mit denen des Urogenitalsystems anderer Wirbelthiere beruht auf dem Grundsatze, dass auch die Umbildungsweise des primären (in Schema E b repräsentirten) Stadium's in den definitiven Zustand nicht grundsätzlich verschieden sein könne von der bei den Plagiostomen nachgewiesenen, da die Abweichungen als geringfügig und der typischen Homologie nicht im Wege stehend erkannt werden konnten.

Der primäre Urnierengang der Amphibien tritt übrigens, wie längst bekannt, in einer etwas abweichenden Form auf; es entwickelt sich an seinem vordern Ende eine Knäueldrüse, deren Entstehung erst ganz kürzlich durch *Götte*[1]) aufgeklärt wurde. Da dieses Knäuel von Canälen, welches ich nach seinem ersten Entdecker[2]) als *Müller*'sches *Knäuel* bezeichnen will, mit dem Urnierengang zusammen lange Zeit vor dem Auftreten der eigentlichen Niere angelegt wird, und wohl zweifellos auch als ein dann schon functionirendes Organ anzusehen ist, so darf es nicht Wunder nehmen, dass *J. Müller* sowohl, wie viele späteren Untersucher ihm besondere Wichtigkeit beigelegt haben; und da es, wie die Urniere

---

[1]) *Götte*, Unke etc. pag. 82 sqq. (*Götte* nennt das Organ, welches ich als *Müller*'sches Knäuel bezeichne, Urniere; die bleibende Niere der Amphibien stellt er der bleibenden Niere der Amnioten gleich, während sie nach meiner Auffassung der ganzen Plagiostomenniere und also auch der Urniere mit der bleibenden Niere bei den Amnioten entspricht).

[2]) *J. Müller*, *Meckel*'s Archiv 1829 p. 65.

der Amnioten, später gänzlich verschwindet, so kann es gleichfalls nicht in Erstaunen setzen, dass man dasselbe der Urniere der höheren Wirbelthiere gleichstellte. Dieser Deutung entsprechend, hat man denn auch immer nach *Malpighi*'schen Körperchen in ihm gesucht, auch hat man ein solches, allerdings aber nur ein einziges, dicht neben diesem *Müller*'schen Knäuel zu finden geglaubt. Nur Diejenigen, welche wie *Leydig* und *W. Müller* die Niere der Amphibien der Urniere der Amnioten gleich stellten, kamen entweder zu der Ansicht, dass das *Müller*'sche Knäuel nur dem vordersten Abschnitt der Urniere gleich zu stellen sei oder zu der sehr verschiedenen Meinung, dass es als sogenannte „Vorniere“ bei den Anamnia gegenüber ihrer bestehen bleibenden Urniere dieselbe Rolle eines Vorläufers spielen, wie diese letztere bei den Amnioten Vorgänger der bleibenden Niere sei.

Ich discutire zunächst die letzte, ganz kürzlich erst von *W. Müller*[1]) aus Jena aufgestellten Ansicht. Er sagt am Schlusse des citirten Aufsatzes wörtlich „Es verhält sich bei den Petromyzonten die Urniere ähnlich zur Vorniere, wie bei den Amnioten die Niere zur Urniere; dies gilt aber für *alle amnionlosen Cranioten*, wie ich in einer umfassenderen Arbeit nachweisen werde.“ Dieser letzte Satz ist im höchsten Grade zweideutig, ja selbst völlig falsch. Es ist erstlich unrichtig, dass alle Anamnia eine Vorniere im Sinne *Müller*'s haben sollten; aus dem zweiten Abschnitt (wie auch aus *Balfour*'s und *Schultze*'s Arbeit) geht zur Genüge hervor, dass von einem *Müller*'schen Knäuel bei Plagiostomen nie auch nur die mindeste Spur zu finden ist; ebenso fehlt hier jede Spur eines dazu gehörigen *Malpighi*'schen Körperchens. Es bleibt somit von der gesammten „Vorniere“ der Amphibien etc. bei den Haien nur der primäre Urnierengang übrig. Vielleicht will *Müller* diesen als Vorniere aufgefasst wissen; darin aber liegt zweitens die Zweideutigkeit und auch wieder eine gewisse Unrichtigkeit. Bei den Amphibien besteht allerdings die sogenannte Vorniere recht lange Zeit ohne die nachher mit ihr in Verbindung tretende „Urniere“; aber bei den Plagiostomen treten die ersten Segmentalgänge lange Zeit vor Verbindung der Urnierengänge mit der Cloake auf, sodass von einer auch nur kurze Zeit dauernden Function des Urnierenganges, als selbstständiger „Vorniere“, gar nicht gesprochen werden kann. Will *Müller* aber die Parallele streng morphologisch halten — was freilich das übel gewählte Wort „Vorniere“ nicht erkennen lässt —, so ist damit eben nur gesagt, dass der primäre Urnierengang (mit oder

---

1) *W. Müller*, Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen Jenaische naturwiss. Zeitschrift 1875. Separatabdruck.

ohne *Müller*'sches Knäuel) dieselbe Rolle der Urniere der Anamnia gegenüber spiele, wie die Urniere der Amniota gegenüber ihrer bleibenden Niere. Das ist aber der dritte falsche Punct in *Müller*'s Versuch; denn es enthält eben die Urniere der Anamnia beide, nur ihrem zeitlichen Auftreten nach weit getrennte, Theile des Harnapparats der Amniota in sich, wie ich oben gezeigt zu haben glaube. Wie bei den Amphibien gewisse Theile der Urniere, welche bei den Plagiostomen fast gleichzeitig auftreten, nemlich Urnierengang und Drüsentheil der Urniere, durch einen grossen Zeitintervall von einander getrennt erscheinen, obgleich sie sich später in ganz gleicher Weise vereinigen: so tritt bei den Amnioten eine ähnliche weitgehende zeitliche Trennung in der Entstehung der zwei Hauptabschnitte der Urniere auf, wie sie bei den Plagiostomen und Amphibien (und überhaupt wohl bei allen Anamnia) auf ein Minimum reducirt, doch aber durch die oft recht scharfe räumliche Trennung der *Leydig*'schen Drüse und der eigentlichen Niere angedeutet ist.

Aber selbst die Bezeichnung des *Müller*'schen Knäuels allein — oder desselben mit dem Urnierengang zusammen, was *Müller* unentschieden lässt —, als „Vorniere" kann ich so wenig gelten lassen, wie die *Leydig*'sche Deutung desselben als vordersten Abschnittes der Urniere. Nach dem jetzt bekannten Typus in der Entwickelung der Urniere, wie der bleibenden Niere muss daran festgehalten werden, dass als Niere bei den Wirbelthieren nur ein Organ zu bezeichnen sei, das aus der Verwachsung von isolirten Segmentalorganen mit einem früher vorhandenen Ausführgange entstehe und in welchem durch Einwucherung eines Gefässknäuels in den Grund des primären Segmentalganges (oder der Segmentalblase) ein *Malpighi*'sches Körperchen gebildet werde. Von all Diesem ist bei der Entstehung des Urnierenganges der Anamnia keine Rede. Bei den Plagiostomen fehlt, wie gesagt, jede Spur eines *Malpighi*'schen Körperchens und der Knäueldrüse der Amphibien. Der Urnierengang der Anamnia entsteht sicherlich in ganz anderer Weise, als die (segmentalen?) Einsenkungen, aus denen die Nierencanälchen der Amphibienniere hervorgehen und er ist unter keinen Umständen als Segmentalorgan aufzufassen, da sein Trichter nicht die ursprüngliche Einstülpungsstelle eines solchen, sondern die Durchbruchsstelle (bei den Plagiostomen) eines ursprünglich geschlossenen Canales bezeichnet. Die einzelnen Canäle, welche das *Müller*'sche Knäuel bei den Amphibien bilden, gehen, wie *Götte* für die Unke gezeigt hat, aus einer Umbildung der ursprünglich einfachen Trichteröffnung und des Urnierenganges selbst hervor, sodass die 3 Wimpertrichter des *Müller*'schen Knäuels der Unke nur als Reste eines ursprünglich einfachen Loches, nicht aber als 3 Segmentaltrichter anzusehen sind.

Es ist endlich das sogenannte *Malpighi*'sche Körperchen, welches zu dem *Müller*'schen Knäuel gehören soll, sicherlich kein solches; es liegt in der Leibeshöhle und nicht in einem Abschnitt der Canäle der Vorniere; es besitzt zwar einen Gefässknäuel, wie die Glomeruli der Nieren, aber auch noch Zellen, welche diesen nie zukommen; es erinnert vielmehr in seiner Structur durchaus an die Nebennieren der Plagiostomen. Auch in diesen kommen, wie schon *Leydig* gewusst hat, Gefässknäuel, sowie zu- und abführende Gefässe vor; sie liegen genau da, wo auch das sogenannte *Malpighi*'sche Körperchen des *Müller*'schen Knäuels liegt, und zwar an einer Stelle, wo sich bei den Plagiostomen die sogenannten Axillarherzen finden. Weiter oben habe ich gezeigt, dass diese nie fehlen, die darauffolgenden, ziemlich streng segmentirten Nebennierenpaare doch bedeutenden, selbst individuellen Schwankungen unterworfen sind. Wenn man nun annimmt, dass bei den Amphibien die mittleren Nebennierenpaare ausgefallen sind (was aber auch gar nicht einmal vollständig richtig zu sein scheint) und die vordersten, eben die Axillarherzen, am constantesten erhalten blieben, so musste man diese grade an der Stelle suchen, wo das sogenannte *Malpighi*'sche Körperchen des *Müller*'schen Knäuels ursprünglich liegt.

Es spricht endlich gegen die *W. Müller*'sche Auffassung des primären Urnierenganges als wirklicher Vorniere die, bei den Plagiostomen völlig sicher gestellte Umwandlung desselben in *Müller*'schen (Eileiter) und *Wolff*'schen (oder *Leydig*'schen) Gang. Wollte man *Müller*'s Deutung zu Liebe den Urnierengang der Anamnia als ein verschwindendes Organ, als Vorniere ansehen, so müsste vor Allem erst der Nachweis eines selbständigen und späteren Auftretens des Eileiters und des Samenleiters — oder eines *Müller*'schen und *Wolff*'schen Ganges — geliefert werden. Dies zu thun, dürfte *W. Müller* schwer werden gegenüber dem von mir gelieferten Beweis der Entstehung beider Canäle aus dem primären Urnierengang heraus.

Es kann hiernach die Aufstellung einer, den Anamnia allein zukommenden „Vorniere“ nicht als berechtigt anerkannt werden, denn das, was von *W. Müller* so genannt wird, repräsentirt geradezu die beiden typischen Ausführungskanäle des Urogenitalsystems der Amnioten. Aber es findet dieser primäre Urnierengang allerdings bei den amnionlosen Amphibien eine besonders eigenthümliche Ausbildung durch die Entstehung des *Müller*'schen Knäuels, eines Organs, dessen physiologische Bedeutung sicherlich nicht die einer Niere ist, das aber dennoch morphologisch, wie bald gezeigt werden soll, von einer gewissen, allerdings von *W. Müller* recht sehr überschätzten Bedeutung ist.

B II. Das Harnsystem der Ganoiden und Dipnoi. Ueber die Entwicklungsweise desselben wissen wir gar nichts; und auch die Structur der Niere erwachsener Ganoiden dürfte jetzt einmal im Vergleich mit derjenigen der Plagiostomen nachuntersucht werden. Ich selbst habe mir leider kein genügendes Material bislang zu verschaffen vermocht; nur ein paar gut conservirte kleine Störe, die ich durch Dr. *Spengel* aus Hamburg erhielt, habe ich untersuchen können. Ich glaube für diesen Ganoiden behaupten zu dürfen, dass ihm die Segmentaltrichter fehlen; ebenso habe ich solche vergeblich bei Polypterus, Spatularia, Ceratodus und Protopterus gesucht. Doch will ich auf dieses negative Ergebniss kein besonderes Gewicht legen, weil es an schlechten Spiritusexemplaren auch bei Haien fast nie gelingt, die Trichter nachzuweisen.

Es bleibt somit in Bezug auf die Ganoiden eigentlich Alles zu thun übrig. Das einzige, jetzt schon sicher zu stellende Resultat ist dies, dass bei dem Stör und allen Ganoiden die Theilung des (hypothetisch anzunehmenden) primären Urnierenganges in *Müller*'schen und *Leydig*'schen Canal nur bis zur Hälfte seines Verlaufes nach hinten gediehen ist (Taf. XVI Schema G.).

Die weiten Abdominaltrichter entsprechen den Tubentrichtern, der von ihnen ausgehende Canal (blau) bis zu seiner Einmündung in die Niere der Tube; von hier an ist der einfache Harnleiter des hinteren Nierenabschnittes noch der unveränderte primäre Urnierengang (schwarz); der an dem vorderen Nierenabschnitt verlaufende Ausführgang ist der *Leydig*'sche Gang (roth). In wieweit das Vorderende der Niere beim Stör noch zur eigentlichen Niere gehört, oder vielleicht der gleich zu besprechenden Kopfniere der Knochenfische zu parallelisiren ist, kann einstweilen nicht entschieden werden.

Ebensowenig ist Sicheres über die ausführenden Geschlechtswege zu sagen. Beim Weibchen werden wahrscheinlich wohl die Tuben als wirkliche Eileiter fungiren; weniger wahrscheinlich ist auch die ihnen öfter beim Männchen zugeschriebene Function als Samenleiter. Bei dem jungen Stör finde ich hoch oben am vordern Ende des Hodens einen, von Cylinderepithel ausgekleideten Canal (Taf. XVI Schema G b), der diesen mit der Niere zu verbinden scheint; sollte sich dieser Fund als Regel herausstellen, so würde damit das lange gesuchte vas efferens gefunden und auch der *Leydig*'sche Gang als Harnsamenleiter erwiesen sein. Ein Unterschied bestünde dann zwischen Stör und Plagiostomen nicht mehr; denn beim Männchen der letzteren wird gleichfalls der untere, ungetheilte Abschnitt des primären Urnierenganges direct zum Samenleiter. Aber die Auffindung einer weit nach hinten ziehenden Verlängerung des Hodens über die eigent-

liche Drüsensubstanz desselben hinaus (Taf. XVI Schema G a) macht dabei doch etwas stutzig und lässt den Gedanken aufkommen, ob nicht vielleicht ein Samenleiter als directe Verlängerung des Hodens bis zur Cloake verlaufe, ähnlich dem bei manchen Knochenfischen nachgewiesenen Verhalten.

B III. Das Harnsystem der Knochenfische. In der Niere der Knochenfische hat man längst 3 Abschnitte unterschieden: Kopf-, Bauch- und Caudal-Niere. Die Homologien dieser 3 Theile lassen sich nach den jetzt vorliegenden Beobachtungen über ihre Entstehung ziemlich befriedigend aufklären, obgleich ein ganz wesentlicher Punct bisher gänzlich unbeachtet geblieben ist. Wir wissen nemlich bis jetzt Nichts über eine Betheiligung des Peritonealepithels an der Ausbildung der Harnkanäle der zwei hinteren Abschnitte, oder über eine Entstehung der Bauch- und Caudalniere durch Verwachsung von echten Segmentalorganen mit einem, schon früher angelegten primären Urnierengang. Nach einer brieflich mitgetheilten Notiz *Götte*'s entsteht aber wirklich die Bauch- und Caudal-Niere durch Einsenkungen vom Peritonealepithel her; und da namentlich bei jungen und langgestreckten Knochenfischen häufig eine recht deutliche Segmentation der Niere wahrzunehmen ist, so habe ich mich für berechtigt gehalten, das embryonale Schema der Amphibienniere (Taf. XVI Schema E b) auch für das der Knochenfische zu geben, vorbehaltlich natürlich der genaueren Bestätigung.

Angenommen nun, diese Andeutung sei richtig, so hätten wir auch bei den Knochenfischen wieder dieselben zwei Abtheilungen der durch die Vereinigung von Segmentalorganen entstandenen Urniere, die bei Plagiostomen und Amphibien fast gleichzeitig entstehen, bei den Amnioten durch eine längere Pause getrennt nach einander auftreten. Es entspräche dann die Bauchniere der *Leydig*'schen Drüse der Anamnia und der Urniere der Amniota; die Caudalniere dagegen der eigentlichen Niere der Plagiostomen und der bleibenden Niere der höheren Wirbelthiere. Die Grenze zwischen der Caudalniere und der Bauchniere ist allerdings nach den hierüber fast allein vorliegenden Arbeiten von *Hyrtl* [1]) nicht scharf zu bezeichnen, und es wäre daher auch sehr wohl möglich, dass eine genauere Untersuchung auch bei solchen Knochenfischen die beiden typischen Abtheilungen der Niere nachwiese, bei welchen nach *Hyrtl* die Caudalniere gänzlich fehlen soll. Er hat nämlich letztere nur nach ihrer Lagerung hinter dem After und in dem unteren Wirbelcanal unterschieden, ihr Verhältniss zu der Bauchniere und das der Ausführgänge leider ganz unbe-

---

1) *Hyrtl*, Das uropoetische System der Knochenfische. Denkschriften der Wiener Academie 1850.

achtet gelassen, wenigstens nicht hinreichend genau beachtet, um durch seine Angaben eine Entscheidung über die wirklichen Grenzen zwischen den beiden Hauptabtheilungen der Niere zu ermöglichen. Auch die Angabe *Hyrtl's*, dass bei einzelnen Fischen (Pectorales pediculati, Hypostomus verres und Pterois volitans) Bauch und Caudal-Niere gänzlich fehlen sollen, berechtigt zu einigem Misstrauen in die Richtigkeit der durch ihn ausschliesslich nach den Lagerungsbeziehungen geübten Eintheilung der Fischniere in diese 3 Hauptabtheilungen.

Bei dieser Vergleichung habe ich bisher absichtlich die Kopfniere ganz ausser Betracht gelassen und zwar mit vollem Recht: denn es geht aus *Rosenberg's* Darstellung [1]) über die erste Entstehung derselben bei dem Hecht, die ich selbst für andere Fische bestätigen kann, mit völliger Gewissheit hervor, dass dieselbe gar nichts mit der eigentlichen Niere zu thun hat. Er beschreibt ausführlich die erste Entstehung eines einfachen graden Canales, welcher seinem Ursprung und seinen Beziehungen zur eigentlichen Niere nach als primärer Urnierengang aufgefasst werden muss. Er soll durch Furchenbildung vom Peritonealepithel her entstehen in ähnlicher Weise, wie *Götte* den Urnierengang der Unke sich bilden lässt. Ich muss indessen bekennen, dass seine Beweisführung mir nicht ganz gelungen zu sein scheint; denn er zeigt nur, dass der kurze Gang vorn, wie hinten eine Oeffnung trägt, welche auch anders entstanden sein kann, als durch Furchenbildung; und die weitere Angabe, dass der Urnierengang hinten als Furche weiter wachse, beweist wenig, da sie selbst durch keine Abbildung bewiesen wird. Wie leicht aber Irrthümer bei der Deutung der Querschnittsbilder entstehen, zeigt die frühere Erörterung über die Stelle, wo von verschiedenen Autoren der Urnierengang bei Amnioten hingezeichnet wird. Wie bei Amphibien bildet sich am vorderen Ende desselben durch Knäuelbildung ein Paket von Canälen, das man geradezu als *Müller'sches* Knäuel [2]) bezeichnen kann, da auch das sogenannte *Malpighi'sche* Körperchen nicht fehlt, welches an der entsprechenden Stelle bei Amphibien gefunden wird. Aber auch hier scheint mir der Beweis nicht erbracht zu sein, dass das letztere

---

[1]) *Rosenberg*, Untersuchungen über die Entwickelung der Teleostier-Niere Dissertation. Dorpat 1867.

[2]) Dasselbe wurde zuerst von *Reichert* entdeckt und nach der damals herrschenden Methode der Vergleichung nach der Zeit des Auftretens und Verschwindens dem *Wolff'schen* Körper der höheren Wirbelthiere gleichgestellt. (*Reichert*, Ueber die *Müller-Wolff'schen* Körper bei Fischembryonen etc. *Müller's* Archiv 1856. p. 185 Taf. IV. Fig. 5—9.

wirklich ein solches sei und ich muss nach allerdings flüchtiger Untersuchung desselben glauben, dass es eher, wie bei den Amphibien, als vorderste Nebenniere anzusehen, also dem Axillarherzen der Plagiostomen gleichzustellen sein dürfte. Die ursprünglich vorhandene Trichteröffnung, welche bei den Amphibien persistirt, verschwindet bei den Knochenfischen nach *Rosenberg* sehr frühzeitig; es ist also von da an ihr primärer Urnierengang ein gegen die Leibeshöhle geschlossener, an seinem vordersten Ende stark gewundener Canal. Mit dem grössten geraden Stück desselben verbinden sich später — und zwar wie bei Amphibien sehr spät — die, die Urniere bildenden Segmentalorgane; aus dem vordersten Knäuel, dem *Müller*'schen Knäuel, geht durch weitere Ausbildung seiner Canäle die vor dem Diaphragma über dem Herzen liegende Kopfniere nach *Rosenberg* hervor. Es ist also hiernach die, mitunter auch bei Knochenfischen (Lophobranchii, Muraena, Centronotus, Mastacembelus nach *Hyrtl*) fehlende Kopfniere nur entstanden durch die besondere Ausbildung und das Bestehenbleiben des *Müller*'schen Knäuels, welches bei den Amphibien nur eine Zeitlang vorhanden ist, bei den Plagiostomen aber überhaupt gar nicht angelegt wird; und *Rosenberg*[1]) hat vollständig Recht, wenn er ausdrücklich nur den Bauch und Caudaltheil der Teleostierniere mit der Amphibienniere identificirt. Aber gleichzeitig irrt er, wenn er das *Müller*'sche Knäuel als *Wolff*'schen Körper, d. h. als der Urniere der Amnioten homolog auffasst; denn es entsteht dasselbe, wie jetzt zweifellos feststeht, ganz anders wie die Urniere, die sich vielmehr sowohl ihrer Entstehungsweise, wie Umbildungsart nach durchaus an die Niere der Amphibien anschliesst. Es beruht dieser Irrthum auf der alten, durch *Reichert*, *Müller* und *Rathke* vorzüglich eingeführten Ansicht, dass die zuerst auftretenden und nachher verschwindenden Organe einander auch homolog sein müssten; eine Meinung, die früher wohl eine gewisse Berechtigung beanspruchen konnte, jetzt aber als gänzlich unhaltbar bei Seite gelegt werden muss.

Rosenberg nennt ferner auch den Urnierengang immer den *Wolff*'schen Canal. Nach dem Vorangegangenen ist es klar, dass man ihn diesem nicht direct vergleichen kann; denn er entspricht vielmehr dem primären Urnierengang der Plagiostomen und Amphibien und er enthält somit eigentlich die Anlage für den *Wolff*'schen und den *Müller*'schen Gang in sich. Der letztere bildet sich nun allerdings wohl nie bei Knochenfischen aus und der primäre Urnierengang bleibt daher als solcher seiner ganzen Länge nach bestehen; ein Verhältniss, das in den beiden Sche-

---

1) *Rosenberg*, l. c. p. 71.

maten E b und H auf Tafel XVI deutlich ausgedrückt ist; hier ist der aus der Umwandlung des *Müller*'schen Knäuels hervorgegangene Kopftheil der Niere durch die verschlungenen schwarzen Züge bezeichnet und absichtlich, aber fälschlich hinten von der eigentlichen Niere getrennt dargestellt worden. Diese Erhaltung des Urnierenganges auf der primitivsten Stufe steht offenbar mit der eigenthümlichen Ausbildung der ableitenden Geschlechtswege in Zusammenhang: ein Verhältniss, das ich jetzt weitläufiger besprechen muss.

Bei allen bisher untersuchten Wirbelthieren treten durch Umbildung des primären Urnierenganges zwei verschiedene Canäle auf, welche je nach dem Geschlecht in verschiedener Weise benutzt werden zur Ausführung der Genitalproducte; der *Müller*'sche Gang wird zum Eileiter, der *Leydig-Wolff*'sche Canal zum Samenleiter. (Nur die Ganoiden sind vielleicht auszunehmen und zum Theil den Knochenfischen anzureihen.) Bei den Knochenfischen tritt ein solcher Gegensatz in der Art der Ausführung der Geschlechtsproducte nicht auf; Eier wie Samenkörperchen fallen entweder in die Leibeshöhle und werden durch den Genitalporus nach aussen abgeführt, oder sie werden in einem, direct in der Verlängernng des Eierstockes oder Hodens liegenden Canal fortgeführt. Dieser letztere ist eine Fortsetzung der äusseren Wandung der Keimdrüsen, also auch keinesfalls dem *Leydig-Wolff*'schen Gange homolog; denn erstlich bleibt der primäre Urnierengang bei den Knochenfischen ungetheilt und zweitens liegt jener Eileiter oder Samenleiter dicht an der Mittellinie neben dem Mesenterium in der Verlängerung der Genitalfalte, während der Samengang aller Wirbelthiere, bei denen ein *Wolff*'scher Canal gebildet wird, dorsal über der Tube liegt und nur durch die Vermittelung der zu vasa efferentia werdenden Segmentalgänge mit dem Hoden in Verbindung tritt.

Morphologisch lässt sich also der Ei-Samenleiter der Knochenfische keinem der, bei den übrigen Wirbelthieren dieselbe Rolle spielenden Ausführgänge des Urogenitalsystems gleichstellen; er ist eben eine für die Knochenfische und Cyclostomen (vielleicht auch für die Dipnoi und Ganoiden) characteristische neu auftretende Bildung. Die Homologien derselben lassen sich ohne erneute Untersuchung nicht vollständig aufklären; aber es reichen, wie ich glaube, die vorliegenden Beobachtungen aus, um einen Gesichtspunct aufzustellen, durch welchen es gelingen könnte, auch das scheinbar so ganz vom Typus abweichende Verhältniss der ausführenden Geschlechtswege bei den Knochenfischen doch in das allgemeine Schema einzureihen.

Ein in beiden Geschlechtern gleich liegender und verlaufender ge-

schlossener Ausführgang der Geschlechtsdrüse kommt — nach den bisherigen Untersuchungen — den meisten Knochenfischen zu.

Meistens geht dann die Tunica propria des Ausführganges direct in die ebenfalls geschlossene Tunica der Geschlechtsdrüse über; die letztere ist auch ringsum geschlossen, im Innern oft mit einer stark durch die vorspringenden Genitallamellen gekammerten Höhlung versehen, welche direct in das Lumen des Ausführganges übergeht. Bei einigen Salmoniden[1]) indessen sind die Geschlechtsdrüsen, obgleich gekammert, doch nicht ganz geschlossen; ihre Tunica propria hat einen weiten, an der Aussenseite der Genitaldrüse liegenden Spalt, der frei in die Leibeshöhle sich öffnet und durch den ohne weitere Präparation die einzelnen, dicht stehenden Genitallamellen sichtbar werden. Denkt man sich die Tunica propria noch mehr reducirt, so erhält man einen gänzlich frei in der Leibeshöhle liegenden Eierstock oder Hoden, wie er andern Knochenfischen zukommt[2]); und da zugleich der noch den Salmoniden zukommende Ausführgang verschwunden ist, so können nun natürlich die Eier oder Spermatozoen die Leibeshöhle nur durch die beiden Pori abdominales verlassen. Nichts destoweniger besteht eine Einrichtung, welche wahrscheinlich zur Fortleitung dieser Stoffe bestimmt ist; *Leydig*[3]) hat vor langer Zeit eine Wimperrinne an der Basis der Genitallamelle beschrieben, die er selbst schon in der oben angegebenen Weise deutet. Alle diese Bildungen stehen offenbar mit einander im genetischen Zusammenhange. Die bei den meisten Fischen vorkommende, wimpernde, offene Genitalrinne der Leibeshöhle schliesst sich zuerst in ihrem hinteren Theile zu einem direct in den Abdominalporus mündenden Canal, während sie vorn im Bereich der eigentlichen Genitaldrüse diese nur halb umspannt (Salmoniden); endlich schliesst sie sich auch am Ovarium oder Hoden und so entsteht ein ringsum geschlossener, direct von der Genitaldrüse entspringender Canal dicht neben der Mittellinie. Nimmt man diese vergleichend-anatomische Deutung als berechtigt an, so bleibt nur noch die Frage zu untersuchen übrig, wo denn etwa die Anknüpfung an den durch die Plagiostomen gegebenen Typus zu finden sei.

Die Antwort hierauf ist leicht zu geben. Ich habe im ersten Ab-

---

1) S. *Siebold* u. *Stannius*, vergleich. Anatomie, Bd. I. 2. Aufl. p. 270 (Lachs, Osmerus eperlanus etc.)

2) Nach *Stannius* (l. c. p. 270) bei den Muraenoidae, den Galaxiae, einigen Clupeidae, Notopterus, Hyodon etc.

3) *Leydig*, Lehrbuch der vergleich. Histologie p. 416.

schnitt mehrfache Beispiele der mehr oder minder vollständigen Ablösung der Segmentaltrichter von ihren Segmentalgängen geliefert; sie breiten sich dabei mit ihrem Wimperepithel stark in der Leibeshöhle, namentlich in die Länge aus, verlieren natürlich ihr Loch und werden zu Organen, die ich weiter oben als Trichterplatten bezeichnet habe. Sie liegen ausnahmslos hart an der Basis der Genitalfalte und sie berühren sich nicht selten mit ihren Vorder- und Hinter-Rändern. Es lässt sich diese Bildung ohne Weiteres mit der von *Leydig* bei Knochenfischen nachgewiesenen wimpernden Genitalfurche vergleichen; denn diese unterscheidet sich von den mehr oder minder langen Trichterplattenzügen von Pristiurus melanostomus und Scyllium canicula (s. pag. 64, 65) eigentlich nur dadurch, dass sie der ganzen Länge der Leibeshöhle entlang bis zum After herabreicht. Wenn man dann ferner bedenkt, dass bei den Plagiostomen mit zahlreichen vasa efferentia sich ein Centralcanal des Hodens ausbildet durch Verwachsung der einzelnen Segmentaltrichter und -Gänge der Länge nach, so ist hierdurch offenbar auch der bald ganz, bald nur halb geschlossene Ausführgang der Genitaldrüse der Knochenfische erklärt: es entspricht der letztere dem Hodencentralcanal der Plagiostomen, von dem er sich nur durch die vollständige Ausbildung der ganzen Länge der Leibeshöhle nach unterscheidet. In Schema H (Taf. XVI) habe ich dies, durch vergleichend-morphologische Betrachtung gewonnene Resultat dadurch ausgedrückt, dass ich zur Bezeichnung des Genitalganges der Knochenfische die grüne Farbe wählte, mit der ich sonst nur die Segmentaltrichter und die aus ihnen direct hervorgehenden Theile bezeichnet habe.

Natürlich muss dieser Schluss noch an der Hand der Entwicklungsgeschichte geprüft werden; indessen glaube ich voraussagen zu können, dass eine hierauf gerichtete Untersuchung der Vorgänge in der Entwickelung des Urogenitalsystems der Knochenfische die allgemeine Richtigkeit desselben erweisen wird. Sollte aber der Entscheid wider Erwarten ganz anders ausfallen — da ich meinerseits nicht beanspruche, mit meiner Phantasie alle, von der Natur eingeschlagenen Gänge vorausconstruiren zu können —, so wird, denke ich, die hier aufgestellte Hypothese wenigstens dazu förderlich gewesen sein, die Untersuchung in eine ganz bestimmte Bahn gelenkt zu haben.

B IV. Das Harnsystem der Petromyzonten und Myxinoiden. Die jüngst erschienene schon citirte Arbeit von *W. Müller* in Jena hat uns einige willkommene Aufschlüsse über das Urogenitalsystem dieser Thiergruppen gebracht; leider sind sie nicht vollständig genug, um ein entscheidendes Urtheil zu gestatten.

Müller[1]) hat nachgewiesen, dass die früher als Nebenniere angesehene, über dem Herzen liegende Drüse von Myxine einmal mit dem Urnierengang (bei jungen Thieren) in Verbindung steht, also auch als ein Theil des Nierensystems zu betrachten ist. Er hat ferner gezeigt, dass dieser Abschnitt durch einige Trichter sich in die Pericardialhöhle und somit eigentlich in die Leibeshöhle öffnet. *Müller* hat dann weiter gefunden, dass die von *Schultze*[2]) entdeckten Wimperspalten der jungen Larven von Petromyzon Planeri gleichfalls mit dem vordersten Abschnitt ihrer Niere in Verbindung stehen und dass sie als rudimentäre Wimpertrichter auch noch bei geschlechtsreifen Exemplaren[3]) derselben Art zu finden sind.

Er irrt sich indessen gründlich, wenn er meint[4]), dass sich die von ihm sogenannte Vorniere durch ihre „Beziehungen zur Leibeshöhle“ (soll heissen: durch ihre durch die Wimpertrichter vermittelte Verbindung mit der Leibeshöhle) von der Urniere bei allen amnionlosen Wirbelthieren unterscheide. Dass in der That, weder bei Amphibien, noch bei Plagiostomen irgend ein Theil ihrer Urniere beim Embryo, häufig selbst noch beim erwachsenen Thiere ohne diese Trichterverbindung sein kann, geht zur Genüge aus der einfachen Thatsache hervor, dass diese Trichter zweifellos bei den Haien nichts andres, als die ursprünglichen Einsenkungsstellen der, sich zu Harncanälchen der Niere umwandelnden Segmentalgänge sind. Der von ihm in dieser Communication der Harncanäle und Leibeshöhle gesehene Unterschied zwischen einer Vorniere und der Urniere existirt also auch nicht, wenigstens nicht für Amphibien und Plagiostomen; und ich vermuthe, dass er ebenso wenig bei den Cyclostomen vorkommt. Denn *Müller*'s Beobachtungen geben über die erste Entstehung der eigentlichen Niere keinen Aufschluss, er beschreibt nur die sogenannte „Vorniere“ näher und zwar von Individuen von solcher Länge (2,5$^{ctm.}$ und darüber), dass ich vermuthen möchte, es seien ihm die ersten Bildungs- d. h. Einsenkungs-Stadien der Urniere von Petromyzon Planeri unbekannt geblieben. Dem mag nun aber sein, wie ihm wolle: fest steht

[1]) W. *Müller*, Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. 1875. Separatabdruck p. 16—36.
— Ueber die Persistenz der Urniere bei Myxine glutinosa. Jenaische Zeitschrift 1873.

[2]) *M. S. Schultze*, Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Haarlem 1856. p. 30 Taf. V Fig. 3; Taf. VI Fig. 1; Taf. VIII Fig. 10.

[3]) *W. Müller*, l. c. Taf. I Fig. 8.

[4]) *W. Müller* l. c. pag. 27.

unter allen Umständen, dass nicht blos die von *W. Müller* sogenannte Vorniere, d. i. das *Müller*'sche Knäuel durch offene Trichter mit der Leibeshöhle in Verbindung stehe, sondern auch die Urniere bei Amphibien sowohl, wie Plagiostomen.

Dadurch aber wird die Entscheidung sehr erschwert. Es könnte nemlich die Vorniere der Cyclostomen entweder nur ein vorderster Abschnitt der Urniere selbst oder hervorgegangen aus der eigenthümlichen Umbildung eines primären *Müller*'schen Knäuels sein. Die Lage der Drüse über dem Herzbeutel — entsprechend der Kopfniere der Knochenfische — spricht für die letztere Deutung, die mehr oder minder grosse Zahl der in den Herzbeutel sich öffnenden Trichter wenigstens nicht dagegen; denn auch das *Müller*'sche Knäuel der Unke hat nach *Götte* 3 Trichteröffnungen, das des Axolotl (nach *Spengel*) freilich nur 2. Auch parallelisirt *Müller* diese Oeffnungen bei den Cyclostomen und bei Rana temporaria. Auffallend und gegen diese Deutung sprechend ist im Grunde genommen nur die Angabe von *Müller*[1]) „die dorsale Wand des Ganges" (welcher an den sogenannten Vornieren verläuft) zeige in seinem unteren Abschnitt eine geringe Zahl von Ausbuchtungen . . . . . . in deren Innern je ein Glomerulus" liegen solle. Er bildet diese Glomeruli auch ab. Nach seinen Abbildungen aber ist, so wenig wie nach der Beschreibung, mit Sicherheit zu entscheiden, ob diese sogenannten Glomeruli wirkliche d. h. einem *Malpighi*'schen Körperchen angehörende oder vielleicht nur zu den Nebennieren gehörende Gefässknäuel sein mögen. Beides wäre möglich. Je nach der Entscheidung über diesen Punct fällt aber auch das Urtheil über die Bedeutung der sogenannten Vorniere der Cyclostomen verschieden aus. Gehören die Glomeruli wirklich echten *Malpighi*'schen Körperchen an, so ist anzunehmen, dass ihre Vorniere nur der vorderste Theil der Urniere sei, und dass sie sich ähnlich, wie diese, entwickeln müsse, trotz ihrer verschiedenartigen Umbildung. Sind aber diese Glomeruli, wie ich vermuthe, nur die Nebennieren, so ist die „Vorniere" nichts weiter, als eine Kopfniere oder ein stark entwickeltes oder persistirendes *Müller*'sches Knäuel; und es schliessen sich dann die Cyclostomen ungemein eng an die Knochenfische an. Ich meinerseits bin überzeugt, dass die letztere Deutung das Richtige trifft. Der endgültige Beweis dafür kann natürlich erst durch die thatsächliche Beobachtung des Entwicklungsganges geliefert werden; immerhin glaube ich für die Wahrscheinlichkeit derselben das Argument anführen zu können, dass sie allein die Cyclostomen mit den Knochenfischen in nahe Beziehungen bringt, mit denen sie auch noch

[1]) *Müller*, l. c. p. 22 Taf. I Fig. 2.

einen zweiten ungemein wichtigen Character des Urogenitalsystems gemeinsam haben.

Bei allen Wirbelthieren mit *Müller*'schem und *Wolff*'schem Gange nemlich (ausgenommen vielleicht einzelne Ganoiden) treten die Ausführgänge der Niere in Beziehung zu den Geschlechtsdrüsen. Nur bei den Knochenfischen fehlt diese Verbindung gänzlich; und ebenso auch bei den Cyclostomen und Myxinoiden (und den Ganoiden?). Würde nun der Nachweis zu liefern sein, dass (wie ich annehme) die sogenannte Vorniere derselben oder ihre Nebenniere wirklich nur der Kopfniere der Knochenfische entspreche, so wären damit die Fische mit einem, zu einer Kopfniere entwickelten *Müller*'schen Knäuel des primären Urnierenganges in engster Weise vereinigt und als eine, sich zwischen Amphibien und Plagiostomen hinstellende Thiergruppe bezeichnet, als deren wesentlichstes Characteristicum einmal die Ausbildung einer Kopfniere und zweitens die Entstehung von, in beiden Geschlechtern homologen und sonst in keiner andern Thiergruppe sich wiederholenden Ausführgängen der Geschlechtsdrüsen anzusehen sein würden. Die hierdurch angedeuteten verwandtschaftlichen Beziehungen der niederen und höheren Wirbelthiere zu einander jetzt schon in einem Stammbaum graphisch darzustellen, halte ich für verfrüht und desshalb nutzlos. Der hier im Text gegebene und auch in den schematischen Bildern (Taf. XVI) ausgedrückte Hinweis auf dieselben mag einstweilen als Andeutung genügen.

Nach dem nun beendigten Vergleich der verschiedenen Formen, unter denen der Nierentheil des Urogenitalapparats bei den Wirbelthieren auftritt, wird es zweckmässig sein, die durch ihn gewonnene allgemeine Anschauung kurz in einem Gesammtbilde festzustellen und einige sich daran knüpfende Fragen noch zu discutiren, ehe die vergleichende Untersuchung der Geschlechtsanlagen bei den verschiedenen Wirbelthieren zu beginnen sein wird.

Bei allen Wirbelthieren tritt zuerst ein einfacher (primärer) Urnierengang auf[1]), welcher bei den Anamnia entweder lange Zeit (Amphibien, Plagiostomen), oder nur kurze Zeit (Knochenfische) einen Trichter am

---

[1]) Nachträgliche Bemerkung. In einer so eben im letzten Heft von *Schultze*'s Archiv erschienenen Arbeit von *Alexander Schultz* aus Russland behauptet dieser im Gegensatz zu *Balfour*, es bilde sich der primäre Urnierengang durch Ausstülpung vom Peritonealepithel her. Text wie Abbildnng (Taf. XXXIV Fig. 1) geben hierfür keinen Beweis.

vorderen Ende trägt, bei den Amniota aber vorn blind geschlossen ist. Mit ihm verbinden sich isolirte Segmentalorgane, welche paarweise in den Segmenten der Leibeshöhle durch Einstülpung des Peritonealepithels in das Mesoderm hinein entstehen; sie erscheinen mit der allmäligen Ausbildung der Urwirbel successive von vorn nach hinten, sodass zwischen dem Auftreten des ersten derselben und des letzten, sowie zwischen dem Erscheinen des Urnierenganges und des ersten Segmentalorgans Zeitintervalle liegen.

Diese können bei den verschiedenen Thieren sehr verschieden gross sein.

Bei Plagiostomen sind sie am kleinsten; hier schliessen sich alle diese Theile in ununterbrochener Reihenfolge aneinander an und es enthält dem entsprechend schon die Niere eines nur 2ctm. langen Embryo's alle wesentlichen Theile der gesammten Wirbelthierniere, so namentlich die *Leydig*'sche Drüse und die eigentliche Niere in sich.

Bei den Amnioten scheidet sich durch Vergrösserung des Zeitintervalls im Auftreten der vordersten und der hintersten Segmentalorgane die Niere in zwei scharf getrennte Theile, in die sogenannte Urniere (= *Leydig*'sche Drüse) und in die bleibende Niere; zugleich erfährt diese letztere eine gewisse Veränderung ihres typischen Baues durch die Entstehung der Harnleiter und der Sammelröhrchen aus dem primären Urnierengang heraus. Solche Sammelröhrchen [1]) fehlen der eigentlichen Niere der Plagiostomen sowohl, wie der *Leydig*'schen Drüse.

Bei den amnionlosen Amphibien und Knochenfischen wird ein andres Intervall vergrössert, das zwischen dem Urnierengang und dem ersten Segmentalorgan liegende nemlich; d. h. es besteht der Urnierengang lange Zeit, ohne eigentlich ein solcher zu sein, indem z. B. bei den Kaulquappen während der ganzen Zeit des ersten Larvenstadium's die Urniere selbst vollständig fehlt; diese tritt ungemein spät auf, verbindet sich dann aber

---

1) Späterer Zusatz. Die kurze Mittheilung von *Alexander Schultz* (*Schultze*'s Archiv Bd. II 1875 p. 569 Taf. XXXIV) konnte ich am gehörigen Ort nicht mehr verwerthen. Ich benutze desshalb hier diese Gelegenheit, um zu constatiren, dass *Schultz* bei Torpedo eine Betheiligung des Urnierenganges an der Ausbildung von Harncanälchen, also das Vorhandensein echter Sammelröhrchen, behauptet. Weder seine Abbildungen, noch seine Beschreibung liefern indessen den Beweis hierfür. Dabei will ich auch beiläufig bemerken, dass er weder meine Arbeit „Die Stammverwandtschaft“, noch *Balfour*'s „Embryology of Elasmobranchs“, noch selbst *Ludwig*'s „Eibildung im Thierreich“ kennt, obgleich sein Aufsatz vom 1. Januar 1875 aus Genua datirt ist, wo er in der Bibliothek des „Museo Civico“ wenigstens meine und *Ludwig*'s Arbeit hätte finden können.

mit dem Urnierengang zu einem einzigen Organ genau in derselben Weise, wie dies auch die gesammte Niere bei den Plagiostomen, ihr vorderer Theil allein bei den Amnioten thut. Bei den Amphibien enthält diese Niere zweifellos die beiden typischen Abtheilungen (*Leydig*'sche Drüse und eigentliche Niere); bei den Knochenfischen bleibt dieser Punct einstweilen unaufgeklärt. Doch ist es wahrscheinlich, dass bei ihnen mitunter recht weitgehende Reductionen derselben einzutreten vermögen, wie ja auch bei den Amnioten die *Leydig*'sche Drüse mehr oder minder vollständig und rasch verkümmert.

Mit der Vergrösserung des Zeitintervalls zwischen dem Auftreten des Urnierenganges und des ersten Segmentalorgans der Niere tritt eine eigenthümliche Modification des ersteren durch die Bildung des *Müller*'schen Knäuel's ein; es fehlt dasselbe allen Thieren, bei welchen dieser Zeitintervall auf ein Minimum reducirt ist. Bei den Amphibien ist dasselbe ein rudimentäres Organ; bei den Knochenfischen dagegen, den Cyclostomen (und wahrscheinlich auch den Ganoiden und Dipnoi) bleibt es bestehen, vergrössert sich und wird zu der nur diesen Fischen zukommenden Kopfniere. Gewissen weiter oben (p. 303) aufgezählten Knochenfischen fehlt indessen dies *Müller*'sche Knäuel ebenso, wie allen Plagiostomen.

Der primäre Urnierengang bleibt als solcher bei den Knochenfischen, Cyclostomen und Dipnoi bestehen; bei den ersten ist er am vorderen Ende immer geschlossen (soweit die wenig zahlreichen Untersuchungen ein Urtheil gestatten!), bei den Cyclostomen geht das ursprünglich einfache Trichterloch desselben (wahrscheinlich in gleicher Weise, wie bei der Unke nach *Götte*) in die mehrfachen, sich in den Herzbeutel öffnenden Trichter oder Spalten über. Wie sich die Dipnoi in dieser Beziehung verhalte, ist unbekannt.

Bei den Plagiostomen theilt sich der primäre Urnierengang wenigstens im weiblichen Geschlecht vollständig in 2 andre Canäle, deren einer als *Müller*'scher Gang oder Tube den vorderen Trichter des Urnierenganges sich aneignet, sich aber gleichzeitig gänzlich von der Niere trennt; deren anderer nun Ausführgang der Niere wird und sich abermals in *Leydig*'schen Gang und eigentlichen Harnleiter spaltet. Bei den Männchen wird dagegen diese Trennung des Urnierenganges in Tube und *Leydig*'schen Gang nur angedeutet, wirklich ausgeführt bei der einzigen Ordnung der Chimaera.

Bei den Ganoiden theilt sich (wahrscheinlich!) der primäre Urnierengang bei beiden Geschlechtern gleichmässig nur in seiner vorderen Hälfte in die 2 Canäle, hinten bleibt er ungetheilt; es erscheint hier also die Tube mit ihrem Trichter als ein Anhängsel des Harnleiters.

Bei den Amphibien tritt in beiden Geschlechtern die Trennung des primären Urnierenganges in Tube und *Leydig*'schen Gang (resp. Harnleiter) ein; bei den Weibchen wird nach *Spengel* diese Trennung, entgegen der bisherigen falschen Annahme, vollständig, bei den Männchen dagegen nicht, denn bei diesen setzt sich immer die männliche Tube vor der Cloake an den *Leydig*'schen Gang oder Harnsamenleiter an. Von diesem Typus weichen die Coecilien und einige Schwanzlurche erheblich ab, denn bei jenen wird in beiden Geschlechtern die Trennung der Tube und des *Leydig*'schen Ganges vollständig, bei diesen aber ähnlich wie bei den Ganoiden, weniger weit, als bei den meisten Amphibien durchgeführt.

Bei den Amnioten endlich tritt die vollständige Trennung des *Müller*'schen Ganges vom primären Urnierengang in beiden Geschlechtern so ungemein rasch ein, dass es schwer war, hier die Homologie zwischen ihnen und der Anamnia zu erweisen. Es ist daher auch zu empfehlen, dass man fernerhin die Ausdrücke *Müller*'scher Gang und *Wolff*'scher Gang festhalte, zugleich aber auch ihre Anwendung auf die Amniota beschränke; denn von einer wirklich vollständigen Homologie zwischen ihnen und den entsprechenden Canälen bei den amnionlosen Wirbelthieren kann nach dem Voranstehenden nicht mehr die Rede sein.

Die Beziehungen des Harnapparates zu den Genitaldrüsen sind dreifach verschiedener Art. Es geht einmal die Tube (resp. *Müller*'scher Gang) in den Eileiter über, zweitens der *Leydig*'sche Canal (resp. *Wolff*'sche Gang) in den Samenleiter; es bildet sich endlich drittens in beiden Geschlechtern ein morphologisch übereinstimmender Ausführgang aus, welcher wahrscheinlich als ein dem Hodencentralcanal der Plagiostomen homologer Canal anzusehen ist.

Die Umwandlung zweier morphologisch nicht streng homologer Canäle der Niere in Eileiter und Samenleiter tritt nur bei jenen Wirbelthieren auf, bei welchen eine mehr oder minder vollständige Spaltung des primären Urnierenganges erfolgt (vielleicht abgesehen von den Ganoiden).

Die Ausbildung eines und desselben Canales (oder Rinne) zum Samenleiter und Eileiter findet sich bei Knochenfischen, Cyclostomen, Dipnoi (und vielleicht auch den Ganoiden?), bei welchen allen der primäre Urnierengang ganz ungetheilt bleibt und eine Verbindung des Geschlechtstheils der Urniere mit dem Hoden nie eintritt.

Aus der Reihe der zahlreichen, hier sich anknüpfenden Fragen will ich nur einige besonders wichtige etwas eingehender behandeln.

Als eine für die phylogenetische Auffassung ungemein wichtige tritt uns die nach dem primären Typus des Urogenitalsystems entgegen.

Wie bei allen theoretischen Deductionen muss sich auch bei einem Versuche, dieselbe zu beantworten, viel subjective Auffassung mit in die Argumentation einmischen; ich meinerseits gestehe offen, dass ich mich meiner besonderen Art zu denken hier so wenig entkleiden kann, wie anderswo. Aber ich glaube, dass dies ehrliche Geständniss gegenüber dem infallibilistischen Hochmuth gewisser Herren nothwendig ist, da es fast den Anschein in unserer Wissenschaft gewinnt, als ob es bei wissenschaftlicher Discussion nicht mehr darauf ankäme, *was* gesagt wird, sondern *wer* dies oder das sagt.

Mir will nun scheinen, als ob uns die Zoologie überall gelehrt hätte, dass aus scheinbar einfachen Anfängen heraus (der Organismen, wie der Organe) allmälig durch weitere Umbildung einzelner Theile und Rückbildung anderer die mannigfachsten Varianten eines einfachen Organismus oder Organs entstanden wären. Umgekehrt wird man also auch schliessen können, dass diejenige Form eines Organs als die primitive anzusehen sei, welche in sich die Eigenthümlichkeiten gewissermassen latent aufwiese, durch deren besondere Umbildung nach den verschiedenen möglichen Richtungen hin die Besonderheiten jener complicirteren oder einseitig entwickelten Organformen hervorgegangen wären.

Sieht man sich in diesem Sinne das Urogenitalsystem der verschiedenen Wirbelthierclassen an, so wird man, denke ich, mit mir zu dem Schlusse kommen, dass dasjenige der Plagiostomen uns den einfacheren Typus in reinster Weise bewahrt hat. Es finden sich in demselben alle Theile zusammen, welche bei allen übrigen Wirbelthieren schon von Anfang an eine gewisse Veränderung erfahren; die einzelnen Abschnitte desselben sind in ihrem Entstehen so eng aneinander gebunden, dass das gesammte Nierensystem dieser Fische fast in allen Theilen gleichzeitig aufzutreten scheint. Bei allen übrigen Wirbelthieren sind die Verhältnisse wesentlich complicirtere und veränderte, also höher entwickelte[1]. Bei den Amnioten sind *Müller*'scher und *Wolff*'scher Gang und die bleibende Niere und Urniere der Zeit ihres Entstehens nach so auseinandergerückt, Structur und Entstehungsweise derselben scheinbar so ganz verschieden, dass man die Entwicklungsweise ihres Harnsystems nur als durch secundäre Umbildung erworbene ansehen kann. Bei den Amphibien und

---

[1]) Höher ist die Organisation, wo die verschiedenen Abschnitte eines ganzen Systemes oder Apparates unter sich ungleicher sind, und jeder Theil mehr Individualität hat, als wo das Ganze mehr gleichmässig ist. *K. E. v. Bär*, Entwicklungsgeschichte der Thiere, 1828, I. p. 207.

Knochenfischen ist wieder nicht das gesammte System gleichmässig entwickelt, sondern ein Theil (hier der primäre Urnierengang mit seinem *Müller*'schen Knäuel) besonders bevorzugt. Wollte man die Bildungsweise der Amniotenniere als die typische ansehen, aus welcher die übrigen morphologisch zu erklären seien, so würde man für sämmtliche Anamnia eine Vereinfachung des ursprünglich complicirten Bildungsganges anzunehmen haben. Betrachtete man aber die Amphibienniere als die typisch und am einfachsten gebaute, so liesse sich aus ihr nicht ohne Zwang die Amniotenniere durch die Annahme weiter gegangener Differentiation und theilweiser Rückbildung entwickeln, ebenso auch — obgleich weniger gezwungen — die Knochenfischniere; aber die der Plagiostomen wäre aus derjenigen der Amphibien nur durch ganz willkürliche Annahme einer stattgehabten Vereinfachung zu erklären. Kurz, wie man sich drehen und wenden mag: man kommt schliesslich immer zu dem Schluss, dass nur in der Plagiostomenniere und in deren Entwicklungsvorgang diejenigen Theile und Vorgänge gleichwerthig neben einander bestehen und verlaufen, welche in einzelne Richtungen auseinander gelegt, hier den Typus der Niere der Amnioten, dort der Amphibien oder Knochenfische und Cyclostomen bestimmen. Nun ist es allerdings, bei dem unendlichen Reichthum an Phantasie im schöpferischen Gebahren der Natur doch möglich, dass sie nicht bloss einen, sondern zwei oder gar mehr Wege, einfachere und complicirtere, gleichzeitig und nebeneinander eingeschlagen habe, um zu irgend einem Ziele zu gelangen: so lange diese complicirteren Wege aber nicht zweifellos nachgewiesen worden sind, halte ich dafür, dass man die einfachere Hypothese zur Erklärung verwickelter Erscheinungen anzunehmen habe — wofern sie überhaupt etwas erklärt.

Nun leidet es wohl keinen Zweifel, dass im Hinblick auf die Lehren, die wir bis jetzt in der Zoologie empfangen haben, der Typus der Plagiostomenniere uns ein einfacheres Verständniss der übrigen Wirbelthiernieren liefert, als alle übrigen; ja es ist eigentlich nicht zu bezweifeln, dass diese letzteren uns überhaupt gar kein Verständniss ermöglichen im Hinblick auf die durch mehrfache classische Untersuchungen — so namentlich *Gegenbaur*'s und *Hertwig*'s — wohl festgestellte Thatsache, dass die Plagiostomen diejenigen Wirbelthiere sind, von denen ausgehend wir ein wirkliches Verständniss der übrigen Wirbelthiere gewinnen können. Was wir im Kleinen bei dem Urogenitalsystem der Plagiostomen genauer kennen gelernt haben, wiederholt sich, wie bekannt, auch in vielen, ja den meisten anderen Organen: es zeigen die Plagiostomen die einfachsten Anfänge fast aller übrigen Organsysteme, durch deren besondere Ausbildung nach den verschiedensten Richtungen

hin die Eigenthümlichkeiten der einzelnen Wirbelthierordnungen erklärt werden können. Dadurch gewinnt die Ansicht, dass auch ihre Niere als die typischste, einfachst gebaute, anzusehen sei, bedeutend an Sicherheit, denn es wäre doch überaus wunderbar, wenn gerade in diesem einen Puncte der einfachere Zustand der abgeleitete, in allen übrigen Fällen aber der wirklich primäre, für die complicirteren secundären Zustände die Grundlage bildende sein sollte.

Es gilt mir hiernach für ausgemacht, dass die Plagiostomen, wie für alle andern Organe, so auch für die Niere den ursprünglicheren Typus repräsentiren, und dass sie demzufolge auch als diejenigen Wirbelthiere anzusehen sind, welche sich enger, als irgend eine andere Thiergruppe an die hypothetisch anzunehmenden Urformen der Wirbelthiere anschliessen.

Diese Ansicht steht allerdings mit der jetzt massgebenden in starkem Widerspruch. Bekanntlich sollen durchaus der Amphioxus und die Ascidien in ihrer etwa zehnjährigen Rolle als Urahnen des Menschengeschlechts erhalten bleiben. Es hat freilich etwas Unbequemes, ein zoologisches System, das man eben erst, theilweise sogar mit Widerstreben dem Amphioxus auf den Leib angepasst hat, nun nach den Ringelwürmern zuschneiden zu sollen; namentlich, da dabei das auch für manchen Zoologen vielleicht nicht grade sehr ansprechende Resultat droht, sich in seiner ihm zukommenden Orientirung zum Universum (nach Bauch und Rücken) getäuscht zu haben; wie die Schollen, diese unglücklichen Wesen, beständig auf der Seite laviren, die Remora und der Branchipus auch oft genug, wo nicht zeitlebens, sich in ihrem Rücken versehen. Indessen, was hilfts! Ich meinerseits finde es ziemlich gleichgültig, ob ich auf dem Bauch, oder auf dem Rücken, oder auf keinem von beiden laufe; wenn ich nur immer weiss, wo Bauch und Rücken sind. Das ist crasser Subjectivismus: haben die Gegner meiner Ansicht aber denn wirklich mehr, als blosse Gefühle für ihre Anschauung in's Feld zu führen? Diesen Punct habe ich indessen augenblicklich nicht zu discutiren; es genügt, hier constatirt zu haben, dass ich den Widerspruch kenne, der sich aus der alten Anschauung von der Wirbelthiernatur des Amphioxus und unserer Stammverwandtschaft mit den Ascidien heraus gegen meine neue Hypothese, dass wir im Grunde nur Wirbelwürmer seien, erheben wird. Auch die ziemlich wunderbare Beweisführung *Balfour*'s[1]), dass in Bezug auf die ersten embryonalen Vorgänge

---

1) *Balfour*, A Comparison of the Early Stages in the Development of Vertebrates. Quarterl. Journ. Microsc. Sc. New Ser. No. LIX. 1875. July p. 207 sqq. Pl. X.

der Amphioxus (und damit wohl auch die Ascidien) mit den Amphibien näher übereinstimme, als mit den Plagiostomen, habe ich hier nur anzudeuten; denn ich habe mir in dieser Arbeit nicht die Aufgabe gestellt, die allgemeinen, verwandtschaftlichen Beziehungen der Wirbelthiere zum Amphioxus und unter einander zu untersuchen, sondern nur den Typus ihres Urogenitalsystems zu bestimmen. Eine ganz andere, später zu discutirende Frage ist es dann freilich, ob derselbe in der früher schon versuchten Weise phylogenetisch zu verwerthen sein wird, wie ich allerdings unbedingt bejahen muss, oder nicht, wie meine Gegner sagen. Für die Aufgabe dieser Arbeit ist es ganz gleichgültig, wie die Antwort auf diese weitergreifende Frage endgültig ausfiele. Denn selbst, wenn durch die primärsten Entwicklungszustände der Keimbildung zweifellos bewiesen werden könnte — was aber nicht möglich ist —, dass doch die Ascidien die Stammväter der Wirbelthiere, und die Amphibien die ihnen durch den Amphioxus gewordenen Stammväter aller übrigen Wirbelthiere seien: so wäre damit im Grunde nur bewiesen, dass die Vergleichung der Keimbildung zu einem ganz anderen Resultate führte, als die Vergleichung der weiteren Organbildung. Denn es leidet nach den jetzt vorliegenden Arbeiten über die Plagiostomen keinen Zweifel mehr, dass von ihnen ausgehend ein morphologisches Verständniss aller oder wenigstens der Mehrzahl der Organisationsverhältnisse der übrigen Wirbelthiere zu gewinnen ist, von den Amphibien oder Cyclostomen aber nicht; denn bei diesen ist der besondere Typus ausgedrückt durch die besondere Ausbildung des einen oder anderen Gliedes, während gleichzeitig diejenigen Charactere fast ganz unkenntlich geworden sind, durch deren Weiterbildung die übrigen, höheren Wirbelthiere characterisirt sind. Bei den Plagiostomen d. i. den Haien allein finden sich alle jene Glieder in gleichmässigster Weise ausgebildet und gleichzeitig nebeneinander, welche in allen übrigen Thiergruppen schon von Anfang an eine mehr oder minder starke Verschiebung ihres zeitlichen Auftretens und Veränderung ihrer Entwicklungsrichtung erfahren haben.

Hier erübrigt nur noch kurz eine Vergleichung der Vertebratenniere mit derjenigen des Amphioxus vorzunehmen, da dies Zugeständniss dem herrschenden Dogma von der Wirbelthiernatur dieses Thieres gemacht werden muss.

Eine Vergleichung zwischen dem Urogenitalsystem des Lanzettfischchens und dem der Wirbelthiere durchzuführen, ist im Grunde genommen so gut wie unmöglich, denn von einer echten Niere der ersteren ist nichts bekannt. Die nach *J. Müller* und *Owen* am hinteren Ende der sogenannten Bauchhöhle liegenden drüsigen Körperchen hat

W. Müller[1]) mit grosser Wahrscheinlichkeit als hier parasitisch lebende, einzellige Organismen nachgewiesen.

Dagegen glaubt *W. Müller* in den von ihm nachgewiesenen Epithelstreifen der ventralen Fläche der sogenannten Bauchhöhle wirkliche Nieren sehen zu dürfen. Er sagt wörtlich (l. c. pag 15) „Sie (diese Epithelstreifen) haben mit der Entwicklung des Genitalapparates nicht das Mindeste zu thun, sondern sind älter, als der letztere. Ihre Bedeutung kann meiner Ansicht nach nur in der Annahme gesucht werden, dass in Folge des Umstandes, dass bei Amphioxus uralte Beziehungen der Leibeshöhle zu dem Kiemenapparat erhalten geblieben sind, ein ursprünglicher Zustand des uropoetischen Systems persistirt, in welchem eine modificirte Strecke des Bauchfellepithels die stickstoffhaltigen Umsetzungsproducte der Körpersubstanz an das durch die Kiemenspalten in die Bauchhöhle austretende Wasser abgiebt."

Nun wünschte ich, *Müller* hätte uns gleichzeitig auch das Thier genannt, bei welchem (ausser dem Amphioxus) diese uralten Beziehungen der Leibeshöhle zu dem Kiemenapparat als Typus oder überhaupt erhalten geblieben seien. Das ist kein unberechtigtes Verlangen; denn es werden bekanntlich gerade solche uralte Beziehungen immer stärker festgehalten, als die jüngeren, neu erworbenen, und man sollte daher auch erwarten, dass dieser uralte Zustand nicht blos beim Amphioxus, sondern auch noch bei zahlreichen andern Thieren erhalten geblieben sei. Mir ist indessen kein einziges solches Thier bekannt. Vielleicht würde *Müller* hier auf den Perithoracalraum der Ascidien hinweisen; aber dieser besteht neben der wirklichen Leibeshöhle, und er entspricht morphologisch bekanntlich der Kiemenhöhle des Amphioxus. Seine Annahme also, dass die behauptete Verbindung der Kiemenhöhle mit der Leibeshöhle ein uralter Zustand sei, ist rein willkührlich, durch keine einzige Thatsache gestützt.

Ausserdem besteht sie nicht zu Recht, denn sie steht mit den Thatsachen der Entwickelung des Amphioxus selbst in Widerspruch. Nach *Kowalevsky*'s Arbeit ist wohl kaum länger zu bezweifeln, dass die gesammte sogenannte Leibeshöhle des Amphioxus nur Kiemenhöhle sei, da sie wie diese durch Duplicaturbildung an den Seiten des Körpers und Verwachsung dieser Falten zu entstehen scheint. Ich brauche hierauf nicht weiter einzugehen, da *Rolph*[2]) kürzlich und mit schlagenden Gründen gegenüber

---

[1]) *W. Müller*, Ueber das Urogenitalystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. 1875.

[2]) *Rolph*, Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Sitzungsber. d. naturf. Ges. zu Leipzig 1875.

Müller und *Huxley* [1]) die sogenannte Leibeshöhle als Kiemenhöhle erwiesen und zugleich die echte Leibeshöhle an der ihr zukommenden Stelle dicht unter der Chorda und neben dem Darm in Uebereinstimmung mit *Stieda* nachgewiesen hat.

Nichts desto weniger sucht auch *Rolph* wieder die Niere nur in der Kiemenhöhle. Wenn *W. Müller* die 3, von eigenthümlichem Epithel überdeckten Falten an der ventralen Wand seiner Leibeshöhle als Nieren anspricht, so hatten diese doch wenigstens mit denen der Wirbelthiere die Abstammung vom Peritonealepithel her gemein, obgleich von Aehnlichkeit des Baues auch nicht der leiseste Schatten zu entdecken war. Bei *Rolph* aber sollen nun mit einem Male sogar Zellgruppen aus der Kiemenhöhle Nieren sein können. Ich sehe davon ab, dass *W. Müller* ziemlich sicher erwiesen hat, dass die von *J. Müller* als Nieren gedeuteten Gebilde nur Parasiten seien; ich sehe ferner zunächst davon ab, dass weder bei *Stieda*, noch bei *Müller*, noch *Rolph* auch nur ein einziger Character der sogenannten Amphioxusnieren beschrieben ist, der eine Parallelisirung mit der sonst bei allen Wirbelthieren nach gleichmässigem Typus gebauten Niere (Urniere) erlaubte: ich habe hier nur die Aeusserung *Rolph*'s hervorzuheben: „es seien die Nieren genetisch, *wie bekannt*, *von Hautdrüsen* abzuleiten.“ Es ist mir in der That schwer verständlich, wie *Rolph*-dazu kommen konnte, einfach die Phantasien des Jenenser Naturphilosophen abzuschreiben, denn von einem *Nachweis*, dass die Urnieren der Wirbelthiere, ja selbst nur der Urnierengang (welcher ursprünglich gar nichts mit der Urniere zu thun hat) aus dem Hautsinnesblatt entstünde, ist nirgends etwas zu lesen; *His* hat den Versuch dazu aufgegeben, *Hensen* wohl auch, nur *Haeckel* hat mit seiner bekannten Sicherheit diese Entstehungsweise für den Urnierengang *als erwiesen angenommen*. Die sorgfältigen Untersuchungen aller übrigen Forscher beweisen das Gegentheil. Aber der Urnierengang ist auch nicht einmal die Urniere, und *Rolph* hätte wissen können, dass diese nicht als Hautdrüse, sondern durch die Vereinigung von Segmentaldrüsen der Leibeshöhle und dass selbst der Urnierengang nicht aus dem Ectoderm [2]), sondern im Mesoderm gebildet

---

[1]) *Huxley*, Preliminary Note upon the Brain and Skull of Amphioxus lanceolatus. Ann. N. H. 1875. 4. Ser. Vol. 15 p. 225, (Die ausführlichere Arbeit in den Philosophical Transactions habe ich mir leider bis jetzt noch nicht verschaffen können, ebensowenig seine Arbeit in den Transactions der Linnean Society.

[2]) *Trotz* Axenstrang und seiner Abstammung aus dem Ectoderm. Will man Alles homologisiren, was einmal aus dem Ectoderm kam, so wäre nach guten Beobachtungen das ganze Mesoderm nur Ectoderm; triebe man diese Methode weiter, so wäre schliesslich Alles „ein Schmarrn“. So lange die drei Keimblätter sich noch

wird. Wenn also *Rolph* sagt; „ich betrachte diese Bildungen, wie ich besonders hervorhebe, als das sehr bemerkenswerthe erste Auftreten der Nieren bei Wirbelthieren“, so hat er damit nur den Beweis geliefert, dass ihm die Einsicht in den typischen Bau und Entstehungsweise der Wirbelthiernieren vollständig mangelt.

Selbst aber zugegeben, was ich freilich nicht thue, dass mit *W. Müller* die Kiemenhöhle als Leibeshöhle anzusehen sei, so kann ich doch in den Falten, welche dieser Forscher als Nieren des Amphioxus ansieht, keine Spur von Niereneigenthümlichkeiten finden. Es fehlen die Ausführgänge, es fehlen die characteristisch gebauten Harncanälchen, ja auch die *Malpighi*'schen Körperchen, die alle 3 ausnahmslos in der Niere und Urniere aller wirklichen Wirbelthiere vorkommen; es fehlt endlich die isolirte segmentale Entstehung einzelner Abschnitte, die für alle Wirbelthiere ohne Ausnahme characteristisch ist. Zwischen diesen echten Nieren und jenen zu Nieren willkührlich gestempelten Epithelstreifen fehlen alle verbindenden Uebergänge, durch welche sie wirklich als die einfachste Anlage des uropoetischen Systems erwiesen werden könnten; ja es fehlen sogar den Zellen dieser Epithelstreifen alle Besonderheiten einer, auf ihre Function als Nierenzellen hindeutenden feineren histologischen Structur [1].

---

nicht streng von einander gesondert haben, kann man auch noch nicht von einer Gliederung derselben sprechen. Glieder, welche sich nach dieser dreifachen Schichtbildung erst ausbilden — wie der Urnierengang — kann man nie mit Gliedern zweischichtiger Thiere oder Embryonen vergleichen; ebensowenig natürlich auch mit Hautdrüsen dreischichtiger Thiere, da diese aus dem Ectoderm, wie der Urnierengang aus dem Mesoderm, entstehen, aber erst, nachdem sich Mesoderm und Ectoderm von einander getrennt haben.

[1]) Späterer Zusatz. *Hasse* freilich giebt an (Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Jahrb. f. Morphol. 1875. 2. Heft p. 197), „an den fraglichen Zellen Andeutungen einer Streifung und somit eine Zusammensetzung gesehen zu haben, wie *Heidenhain* sie in der neuesten Zeit an den Nierenepithelien beobachtet hat“. Erstlich sind dies nur Andeutungen. Zweitens hat *Heidenhain* selbst die Stäbchenstructur der Nierenzellen bei Vögeln und Amphibien schwach entwickelt gefunden, bei Schlangen und der Schildkröte aber vollständig vermisst; sie sind also auch gar nicht so sehr characteristisch für die Wirbelthiernieren, wie *Hasse* anzunehmen scheint. Drittens hat *Leydig* längst auch an anderen Zellen solche Streifungen der inneren Substanz nachgewiesen, obgleich die Drüsen oder Organe, in denen sie vorkommen, keine Nieren sind. Er beschreibt nämlich einen tubulären Bau des Protoplasma's der Zellen aus dem Darm von Oniscus und Porcellio und aus den Kiemenblättern von Asellus (Vom Bau des thierischen Körpers p. 13. Lehrb. d. Histol. p. 332 Fig. 177). — Neuerdings hat auch *Fol* im Endostyl der Tunicaten eigenthümliche, spindelförmige in der Längsrichtung der Zellen stehende Körper oder Striche beschrieben, die in der Substanz derselben selbst liegen und bei weiterer Verfolgung solcher Structurverhältnisse des Protoplasma's thierischer Zellen zu beachten sein werden. (*Fol*, Ueber die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten. Morphol. Jahrb. 1875 p. 222. Taf. VII Fig. 5, 6).

Man muss aber und man kann auch mit Recht verlangen, dass eine Hypothese nur dann als berechtigt anerkannt werde, wenn sie wirklich Glied einer Theorie [1]) ist, d. h. wenn durch sie complicirte Entwicklungsvorgänge auf ihr einfachstes Schema reducirt werden und zwar nicht blos durch die willkürliche Annahme dieser Möglichkeit, sondern durch den Nachweis ihrer Wahrscheinlichkeit. Diese Wahrscheinlichkeit liegt aber hier nicht im Entferntesten vor; denn alle Uebergänge zwischen dem gefalteten Epithelstreifen des Amphioxus und der einfachst gebauten Urniere der Plagiostomen oder Amphibien und Cyclostomen fehlen vollständig. Von einem für die letztere durch die *Müller*'che Annahme gelieferten Verständniss kann also auch nicht die Rede sein.

Das Einzige, was bei Amphioxus vielleicht mit einigem Rechte als einem Theil des Nierensystems der Vertebraten, d. h. dem Urnierengang entsprechend angesehen werden könnte, ist kürzlich erst von *Ray Lankester* [2]) beschrieben worden. Er findet auf Durchschnitten braungefärbte Canäle in einer Lage zur sogenannten Leibeshöhle und Chorda, die ihm den Gedanken eingibt, es seien dieselben den Urnierengängen gleichzustellen.

Indessen liefert *Lankester* selbst auch wieder die Argumente gegen seine Deutung. Er weist erstlich [3]) nach, dass dieselben an ihrem hinte-

---

[1]) Auch die sogenannte Kohlenstofftheorie leidet, wie ich bereits früher bemerkt habe, an demselben Mangel; die in ihr liegende Hypothese, der Kohlenstoff sei das Form bestimmende, Leben gebende Element, ist in keiner Weise durch logische Gedankenentwickelung oder schlagende Beobachtungen mit wohl beglaubigten Thatsachen in Verbindung gesetzt, noch auch von ihrem Autor und einem Bannerträger desselben in Verbindung zu setzen versucht worden. Sie kann also auch nicht als Versuch zur Erklärung wohlbekannter Erscheinungen, d. h. als Theorie angesehen werden. Nichts desto weniger reitet man immer noch auf ihr herum; und man bildet sich neuerdings ein, sie in ihrer Bedeutung retten zu können, indem man sagt, sie sei wirklich eine Theorie des organischen Lebens, während ich gerade gezeigt habe, dass sie nur eine Hypothese mit einer solchen gemein habe, das eine Theorie Auszeichnende der logischen Erklärung von Beobachtungs-Thatsachen durch eine Hypothese ihr aber vollständig fehle, ja nicht einmal von ihrem Autor zu geben versucht worden sei. Soviel nur zur Erwiderung auf das anonyme Privatissimum in Logik, das ich in *Seidlitz* Darwinscher Theorie 2. Aufl. 1875 auf mich beziehe.

[2]) *Ray Lankester*, On some new Points in the Structure of Amphioxus, and their Bearing on the Morphology of Vertebrata. Quart. Journ. Microsc. Sc. 1875, July. p. 257 sqq.

[3]) l. c. p. 261. (As far as J have yet been able to ascertain, this canal is *open et each end*, posteriorly communicating with the atrial chamber, *anteriorly* considerably contracted and possibly *closed*.)

ren Ende mit der Kiemenhöhle (atrial chamber) communiciren; dies thut der Urnierengang der Wirbelthiere nie. Er widerspricht sich zweitens selbst, denn er sagt in demselben Satze[1]), erstlich jeder Canal sei an jedem Ende, also vorn wie hinten offen, und zweitens, er sei vorne stark zusammengezogen und vielleicht verschlossen. Wir sehen daraus, wie viel Gewicht wir auf seine Beobachtungen zu legen haben. Er folgert drittens aus *Balfour*'s Angaben, was nicht in ihnen liegt. *Lankester* behauptet, es komme den Plagiostomen ein Atrium (d. h. a space enclosed by the downward growth of two folds, one running along the greater part of each side of the embryo) und zwar ein „epicoel" oder ein post-orales atrium zu, eine Kammer, in welche die Schlundspalten sich öffnen sollen; er gründet diese Behauptung auf *Balfour*'s Beobachtungen.

Balfour sagt indessen kein Wort davon; er gibt nur an, dass sich die Pleuroperitonealhöhle in Form schmaler Hohlräume in den Kopf hinein verlängere, und er sagt ausdrücklich, dass diese Räume durch die durchsetzenden Kiemenspalten (visceral clefts) in zwei Abtheilungen getheilt werden *müssten*. *Balfour* weiss eben, was *Lankester* unbekannt zu sein scheint, dass die Kiemenspalten der Plagiostomen immer von Anfang an sich direct nach aussen, und nicht erst, wie bei Amphioxus, Amphibien und Knochenfischen in eine, durch Faltenbildung in der Halsgegend entstandene besondere Kiemenhöhle öffnen. *Lankester*[2]) behauptet weiter, die excretorischen Canäle, welche das Coelom, d. h. die Pleuroperitonealhöhle der Plagiostomen in Verbindung setzten mit dem umgebenden Wasser, entstünden durch eine Einstülpung der Wandung des Atriums oder des Epicoel, und sie wären deshalb ursprünglich auch vom Ectoderm abzuleiten. Auch dies ist wieder eine Verdrehung der Thatsachen. *Balfour* hat erstlich kein Wort vom Atrium gesagt; er hat zweitens nicht die Entstehung des Urnierenganges durch Einstülpung vom Epithel eines Atrium's, sondern vielmehr die solide Entstehungsweise desselben im Mesoderm nachgewiesen, und er hat drittens diese letztere hypothetisch auf eine Einstülpung zurückzuführen versucht, aber auf eine Einstülpung nicht von der äusseren Wandung der Somatapleure, sondern gerade von ihrer inneren Wandung, also direct von der Pleuroperitonealhöhle her. Es ist ferner gegen *Lankester*'s

---

[1]) l. c. p. 261.

[2]) *Balfour*, Preliminary Account etc. p. 40.

[2]) *Lankester*, l. c. p. 267. „Moreover, *in the young Elasmobranch*, as in the adult Amphioxus, *the excretory canals* placing the coelom (pharyngodorsal coelom of Amphioxus, pleuro-peritoneal cavity of shark) in communication with the exterior-*are open involutions of the wall of the atrial chamber or epicoel, and therefore ab originally of the ectoderm.*" Das ist offenbare „Fälschung der Ontogenie"!

Deutung hervorzuheben, das die Lagerung der von ihm entdeckten Canäle nach seiner eigenen Abbildung zu der der Geschlechtsdrüsen nicht mit dem analogen Verhalten bei Wirbelthieren stimmt. Bei diesen liegen die Genitalfalten *ausnahmslos medial*, also nach innen zu von dem Urnierengangwulst, bei Amphioxus *lateralwärts*, also nach aussen zu. Und schliesslich mag ausdrücklich wiederholt werden, dass die *Lankester*'schen Canäle sich in das Atrium, also in die Kiemenhöhle (welche bei Haien nicht vorkommt) öffnen sollen, während die primären Urnierengänge aller Wirbelthiere ohne Ausnahme sich mit dem Enddarm verbinden.

Angenommen nun, *Lankester*'s Beobachtungen über diese braunen Canäle[1]) seien richtig, so ergibt sich aus ihnen, dass sie nur Drüsen der Kiemenschlundhöhle sein, nicht aber den primären Urnierengängen der Wirbelthiere entsprechen können, da diese aus dem Mesoderm entstehen und sich in den Darmcanal hinten öffnen. Es muss also auch der *Lankester*'sche Versuch, die ersten Spuren eines sich bildenden Urnierenganges der Wirbelthiere beim Amphioxus aufzufinden, als entschieden verunglückt angesehen werden; und es bleibt somit das Resultat zu Recht bestehen: dass bei dem Amphioxus auch nicht die leisesten Andeutungen des, seiner ersten Entstehung und weiteren Umbildung nach für die echten Wirbelthiere so ungemein characteristischen uropoetischen Systems zu finden seien.

§ 15. Vergleichung der Genitalfalte und der Genitaldrüsen der Plagiostomen mit denen der übrigen Wirbelthiere ihrer Entstehung und Umbildung nach.

Bei den Plagiostomen entstehen, wie im zweiten Abschnitt ausführlich beschrieben worden ist, die Keimdrüsen in zwei der Länge nach neben dem Mesenterium verlaufenden Genitalfalten. Durch Ausbildung von Ureiern (vergrösserten Zellen des Keimepithels) im vorderen Theile derselben entstehen zunächst die indifferenten Ureierfalten; die Zone derselben ist ringsum scharf begränzt und anfänglich in Form eines verschieden dicken Epithels auf dem Stroma der Genitalfalte aufgelagert; die Ureier darin sind in beständiger Vermehrung begriffen. Die geschlecht-

[1]) Sollten dies nicht vielleicht Ueberbleibsel der von verschiedenen Beobachtern (*Leuckart*, *Pagenstecher*, *Schulze*, *Kowalevshy*) beschriebenen Larvenorgane sein, welche sich paarig neben dem Munde einstülpen? (s. *Kowalevsky*, Entwickelung des Amphioxus Taf. II Fig. 30, 27 etc.) *Rolph* bezieht auf diese freilich nocheine andere unpaare Drüse (l. c. p. 24), welche seitlich der Chorda auf einem nur wenig hervorragenden dunkler pigmentirten Zapfen in die Mundhöhle mündet; sie besteht aus knäuelförmigen Drüsenschläuchen. Identisch mit den von *Lankester* gesehenen Canälen kann hiernach diese Drüse kaum sein.

liche Trennung derselben in Eierstocks- oder Hoden-Falte geschieht durch Einwanderung der (primären oder secundären) Ureier in das Stroma hinein und durch die damit verbundene Veränderung ihrer weiteren Ausbildung. Bei den weiblichen Individuen senken sich die Ureiernester gruppenweise in das Stroma ein; in diesen Zellgruppen vergrössert sich eine Zelle, die zum Ei wird, ihre Nachbarzellen legen sich unter beständiger Vermehrung um dasselbe als Follikelzellen herum. Bei den Männchen wandern gleichfalls Ureier, wie Keimepithelzellen in das Stroma ein, um hier die Vorkeime zu bilden; aus diesen erst gehen secundär die eigentlichen samenbildenden Follikel, die Ampullen, hervor. Die Vorkeime bilden somit eine Zone am Hoden, die Vorkeimfalte, in welcher bis in das späteste Alter hinein zellige Elemente von ganz embryonalem Character liegen, und von der aus die nothwendige Neubildung von Hodenampullen zum Ersatz der zu Grunde gegangenen erfolgt. Aus einem Theil der eingewachsenen Vorkeimzellen gehen die Anfänge des Hodennetzes hervor; das basale Hodennetz dagegen mit dem Centralcanal entsteht ausschliesslich durch Wucherungen und Verwachsungen der zu vasa efferentia werdenden Segmentalgänge.

Wir wollen zunächst die indifferente Ureierfalte der Plagiostomen und nachher ihre wirklichen Keimfalten mit denen der übrigen Wirbelthiere vergleichen, soweit dies nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen möglich ist.

A. Die Genitalfalte der übrigen Wirbelthiere in ihrer Entstehung und Umbildung zur Ureierfalte. Genau, wie bei den Plagiostomen, scheint die Genitalfalte nach den vorliegenden Beobachtungen auch bei vielen anderen Wirbelthieren sich fast über die ganze Leibeshöhle zu erstrecken. *Waldeyer* giebt in seinem bekannten Buche ausdrücklich (p. 136) vom Hühnchen an, dass die weibliche Genitalfalte fast so lang, wie der *Wolff*'sche Körper, also nicht ganz so lang, wie die Leibeshöhle sei. Auch bei Säugethieren und Reptilien ist dies der Fall; und ebenso bei Knochenfischen, weniger stark vielleicht bei Amphibien. In allen Fällen aber greift die indifferente Genitalanlage über eine sehr grosse Zahl von Segmenten des Körpers hinweg; und wir würden berechtigt sein, sie überhaupt auch als segmentirt anzusehen, wenn sich eine ähnliche Gliederung auch beim Eierstock und Hoden anderer Thiere nachweisen liesse, wie solche bei den Haien durch die Segmentalgänge und die rudimentären Hoden des Hexanchus allerdings nur schwach angedeutet ist. Man möchte geneigt sein, in den mehrfach sich gleichartig hintereinander wiederholenden Abtheilungen des Hodens von Salamandra macu-

lata, Andeutungen einer Gliederung zu sehen; der Beweis für die Richtigkeit solcher Deutung ist indessen bis jetzt nicht erbracht.

Es ist nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen nicht zu entscheiden, ob ähnlich, wie bei Selachiern, die Genitalfalte gleich von vornherein durch ihre Structur die 2 Abschnitte, Keimfalte und Epigonalfalte[1]) erkennen lässt; doch ist zu vermuthen, dass dieselben bei manchen Thieren, nemlich bei allen solchen, die einen *Müller*'schen und *Leydig*'schen Gang erhalten, vorkommen werden. Bei den Knochenfischen dagegen scheint die Genitalfalte in ihrer ganzen Länge die Fähigkeit zu haben, durch Ausbildung ihres Keimepithels sich in eine Keimdrüse umzuwandeln; wenigstens lässt sich die Thatsache, dass Eierstock und Hoden fast immer die ganze Länge der Leibeshöhle einnehmen, nicht wohl anders erklären.

Es gebührt bekanntlich *Waldeyer* das bedeutende Verdienst, die Zellen des Keimepithels als den ersten Anfang des sich bildenden Eierstocks erkannt und das Keimepithel der regio germinativa in seiner Bedeutung und seinem Gegensatz zu dem übrigen Peritonealepithel gewürdigt zu haben.

Er findet indessen[2]) schon in ziemlich früher Zeit beim Hühnchen (3.—4. Tag) einen recht ausgesprochenen Unterschied in der Structur dieses Keimepithels bei verschiedenen Embryonen; die einen mit starkem Epithel bezeichnet er als weibliche, andre, bei denen dieses Epithel schwächer entwickelt ist, nennt er und gewiss mit Recht männliche. Demzufolge sieht *Waldeyer* denn auch in der stärkeren Ausbildung des Keimepithels eine typische Andeutung der beginnenden Eierstocksbildung, während er die Entstehung des Hodens ausschliesslich vom *Wolff*'schen Körper aus vor sich gehen lässt. Die geschlechtliche Differentiation der Keimdrüse beginnt also für *Waldeyer* eben nach der Bildung des Urnierenganges oder fast gleichzeitig mit ihm; denn dann tritt die Verdickung des Keimepithels, also auch die erste Anlage des Eierstocks auf und gleichzeitig bleibt bei den Männchen dasselbe in der Entwickelung zurück, da nun in den Canälen des *Wolff*'schen Körpers das Stratum entstanden ist, aus welchem sich nach *Waldeyer* der Hode d. i. die Samenkörperchen bereitenden Theile sowohl, wie die Ausführungsgänge entwickeln sollen.

---

[1]) *Waldeyer* parallelisirt (Eierstock etc. p. 149) das epigonale Organ mit dem Epoophoron, die *Monro*'sche weisse Substanz des Hodens mit dem Urnierentheil des *Wolff*'schen Körpers; die *Leydig*'sche Drüse nennt er Paradidymis. Es ist nach Allem, was über Entwickelug und Bau dieser Theile gesagt worden ist, überflüssig, noch speciell nachzuweisen, wie falsch in jeder Beziehung jeder einzelne dieser Vergleichsversuche ist.

[2]) *Waldeyer*, Eierstock und Ei. pag. 133 sqq. p. 151 etc.

Waldeyer deutet nun diese Befunde in folgender Weise. Er sagt,[1]) dass auf Grund seiner Beobachtung von einer wirklich indifferenten Uranlage der Geschlechtsdrüsen nicht die Rede sein könne; höchstens etwa, wenn man sie bis auf ihre erste Entstehung verfolge. Gehe man aber auf die Entwicklung derjenigen Gebilde ein, welche das Wesen der beiden Geschlechter ausmachen, der beiden Keimdrüsen, so wäre eine indifferente, gleichsam neutrale Uranlage schwer denkbar.

Nun habe ich aber bei den Plagiostomen das Vorhandensein einer solchen neutralen Uranlage beider Geschlechtsdrüsen bewiesen, während *Waldeyer* sie nur für „schwer denkbar" hält; ja, was mehr ist, ich habe gezeigt, dass die indifferente Ureierfalte beim Weibchen, wie Männchen in absolut identischer Structur existirt zu einer Zeit, zu welcher bereits das Geschlecht in allerschärfster Weise durch die zusammenhängende oder stückweise Theilung des Urnierenganges in Tube und *Leydig*'schen Gang bezeichnet ist. Dieser indifferente Zustand der Genitalfalte wird, wie ich gleichfalls gezeigt habe, vom Weibchen sehr viel länger festgehalten, als vom Männchen; aber auch dieses letztere hat noch bei 6ctm. langen Embryonen eine Ureierfalte, während sich bei ihnen die Bruchstücke der Tube längst schon vollständig abgesondert haben und der Samenleiter (*Leydig*'scher Gang) ausgebildet ist.

Es fragt sich nun, ob und bei welchen anderen Wirbelthieren sich eine gleiche indifferente Ureierfalte als Vorläufer der eigentlichen Keimdrüsen nachweisen lassen wird.

Von *Götte* ist zunächst für Amphibien (speciell für die Unke l. c. p. 831) der Beweis geliefert, dass auch hier diese Ureierfalte besteht; er beschreibt genau die Ureier derselben als in allen Embryonen ursprünglich gleichartig und er sagt ausdrücklich, dass erst durch weitere Umbildung derselben die so verschieden gebauten Keimdrüsen entstehen. Diese Angaben hat Dr. *Spengel* an den verschiedensten Amphibien durchaus zu bestätigen Gelegenheit gefunden — abgesehen von dem hier nicht weiter zu discutirenden Vorgang der Entstehung der Ureier.

Ich kann ferner angeben, dass auch bei Reptilien durch Dr. *Braun* dies Stadium der Ureierfalte als Vorläufer der eigentlichen Geschlechtsdrüse aufgefunden worden ist; und es lässt sogar die *Romiti*'sche, allerdings sehr wenig ausführliche Arbeit schliessen, dass er sogar beim Hühnchen Ureier im Keimepithel bei allen — nicht blos bei weiblichen — Embryonen gefunden habe. Endlich kann ich nach eigenen Beobacht-

[2]) l. c. pag. 152.

tungen anfügen, dass auch bei den Knochenfischen eine solche indifferente Ureierfalte existirt.

Da nun vorzugsweise diese Ureierfalte bei den niederen Wirbelthieren vorkommt, bei den höheren vielleicht nicht und jedenfalls nicht in sehr ausgesprochener Weise, so glaube ich keinen Fehlgriff zu thun, wenn ich sie als den primitiveren Zustand der embryonalen Form der Genitalfalte bezeichne, die nach *Waldeyer* bei den höheren Wirbelthieren im Keimepithel so ungemein frühzeitig eintretende Sonderung der Geschlechter aber als den später erworbenen Zustand ansehe. Es zwingt mich zu dieser Annahme die nachher noch genauer zu erörternde Thatsache, dass auch bei den Plagiostomen-Männchen das nun zum Hodenepithel werdende Keimepithel seine Structur des Ureierepithels mitunter (Mustelus, Squatina) vollständig verliert, und das Aussehen eines echten Peritonealepithels annimmt, trotzdem aber seine characteristische Eigenschaft, durch Einstülpung seiner nun bald platten, bald cylindrischen Epithelzellen in das Stroma der Vorkeimfalte die Zahl der, in dieser vorhandenen männlichen Vorkeime zu vermehren, beibehält. Es zwingt mich ferner dazu die Thatsache, dass die *Waldeyer*'sche Annahme von der absoluten Nichtbetheiligung des männlichen Keimepithels am Aufbau der männlichen Keimdrüse eben nur eine Hypothese ist, nicht aber auf wirklicher Beobachtung beruht.

Bei den Plagiostomen nemlich bildet sich ungemein früh ein echtes Stroma der Genitalfalte aus, d. h. es wuchern die Zellen des Mesoderms in das Keimepithel hinein und bilden so eine aus Mesodermzellen bestehende Falte, auf welcher zunächst als ziemlich dünner Ueberzug das Keimepithel mit seinen Ureiern durch eine Basalmembran ziemlich scharf abgeschieden aufliegt.

Von einem solchen Stroma ist in der Ureierfalte der Amphibien (nach *Götte* und *Spengel*) und Knochenfische kaum etwas zu sehen; die ganze Keimfalte besteht ausschliesslich aus verdicktem Keimepithel und wenn sich in späteren Stadien doch ein Stroma im Hoden oder Eierstock dieser Thiere findet, so scheint dasselbe fast nur durch die verschiedenartige Umbildung der Epithelzellen der Keimfalten selbst entstanden, nicht aber, oder nur zu geringem Theile, wie bei den Haien, aus einer directen Umwandlung der Mesodermzellen hervorgegangen zu sein. Dem entsprechend ist überhaupt das Stroma in den Genitaldrüsen bei Knochenfischen und Amphibien ungemein schwach entwickelt, während es bei Plagiostomen, wie bei Vögeln und Säugethieren ausserordentlich massenhaft auftritt.

Die Ausbildung eines echten, aus zahlreichen Mesodermzellen (und deren Umwandlungsproducten) bestehenden Stroma's findet sich also nur bei Plagiostomen, Vögeln und Säugethieren (soweit bekannt!); die Am-

phibien und Knochenfische dagegen (vielleicht auch die Reptilien?) entbehren desselben, und was man in ihren Genitaldrüsen so nennt, entspricht seiner Abstammung nach nicht dem Stroma derselben Theile bei den ersteren.

Diese beiden, so durch den Mangel oder die Anwesenheit des Stroma's bezeichneten Formen der Ureierfalte sind aber von grösster morphologischer Wichtigkeit; denn wir werden bald sehen, dass mit ihnen gewisse typische Verschiedenheiten in den Genitaldrüsen Hand in Hand gehen, um nicht zu sagen, dass diese letzteren geradezu durch jene bedingt sind.

Vor Erörterung dieses Punctes muss indessen die Bildungsweise des Eierstockes und Hodens einer vergleichenden Betrachtung unterzogen werden.

B. Der Eierstock der Wirbelthiere nach seiner Entstehung. Nach der ausführlichen Darstellung von der Entwickelung des Ovariums bei den Plagiostomen ist offenbar die Uebereinstimmung der letzteren mit den Vögeln und Säugethieren eine durchgreifende: es bilden sich die ersten Follikelanlagen durch Einsenkungen von Zellschläuchen aus dem Keimepithel in das Stroma des Eierstocks hinein; in diesen bilden sich die eigentlichen Eifollikel in der bekannten Weise aus.

Ein wesentlicher Unterschied aber besteht in der Art, wie die Fortsetzung der Neubildung von Follikeln ermöglicht wird. Bei den Haien behält das Keimepithel jedenfalls sehr viel länger, als nach den vorliegenden Angaben bei Säugethieren und Vögeln die Fähigkeit bei, neue Einsenkungen vorzunehmen; ja es tritt dabei, wie ich gezeigt habe, eine Vereinfachung ein, indem nun nicht mehr, wie ganz zu Anfang, grosse Zellstränge einwandern, sondern die kleinen, von *Ludwig* zuerst aufgefundenen Zellgruppen, in deren Centrum, noch im Keimepithel liegend, das Ei durch seine Grösse ausgezeichnet ist. Auch bei jungen, schon gebornen Haien kommt eine Vermehrung der Follikel durch neue Einsenkungen an der Peripherie der Eierstockszone vor und vielleicht selbst mag sie auch in späteren Lebensaltern in gleicher Weise vor sich gehen können. Es hängt dies, wie es scheint, damit zusammen, dass die einzelnen schon im Stroma liegenden Eifollikel keine neuen aus sich heraus zu erzeugen vermögen; die primär sich einsenkenden *Pflüger*'schen Schläuche (Taf. XIII Fig. 12, Fig. 30) haben sicherlich die Fähigkeit der Proliferation nicht.

Im scharfen Gegensatze dazu aber ist der Eierstock der Säuger und Vögel dadurch ausgezeichnet, dass bei ihm eine solche Proliferation der im Stroma liegenden Schläuche stattfindet und dass die Neubildung

von Ureiern aus dem Keimepithel her sehr früh schon, wahrscheinlich selbst schon vor der Geburt aufhört (s. *Waldeyer* l. c. p. 45). Indessen habe ich doch auch bei Haien Einiges beobachtet, was diesen Gegensatz zu vermitteln geeignet ist. Ich habe (Taf. XIII Fig. 31) im entschiedenen, ein Ei einschliessenden Follikelepithel verschieden grosse Zellen gefunden, welche ihrem Habitus nach genau so aussehen, wie Ureier oder junge Eizellen, und welche nur durch eine Vergrösserung einiger cylindrischer Follikelepithelzellen entstanden sein können. Es haben also auch die letzteren die Fähigkeit, sich weiter umzubilden und es legt diese Thatsache die Annahme nahe, dass doch wohl bei den Plagiostomen eine Vermehrung der Follikel und Eier durch die weitere Umbildung der Epithelzellen älterer, schon ganz im Stroma liegender Follikel eintreten mag.

Ganz anders aber verhalten sich Amphibien und Fische. Bei diesen finden sich niemals *Pflüger*'sche Schläuche oder aus dem Keimepithel in's Innere des Eierstocks sich einsenkende Follikel; der ganze Eierstock wird bei ihnen gebildet aus anfänglich regellos durcheinander gewürfelten, alten und jungen Follikeln, welche schon sehr frühzeitig gänzlich unabhängig von einander sind. Ueber die Entstehung der ersten Follikel aus der Ureierfalte sowohl, wie über die Neubildung der Follikel am Eierstock des erwachsenen Thieres wissen wir so gut, wie Nichts; wenigstens entbehren die vereinzelt hie und da zu findenden Angaben so sehr jedes Zusammenhanges, dass es unmöglich ist, hier jetzt schon zur Klarheit zu kommen. Einige Andeutungen mögen daher genügen, da in dieser Beziehung durch die vorzunehmende Vergleichung kein Abschluss, sondern nur eine Anregung zu erneuten Untersuchungen gegeben werden kann.

Ausgangspunct des Eierstocks ist, wie ich oben bemerkt, bei Fischen wie bei Amphibien die stromalose Ureierfalte. Wenn man nun, wie *Waldeyer* dies mit Recht thut, das durch die *Pflüger*'schen Schläuche gebildete Netzwerk im Stroma und die sich in dasselbe einsenkenden Zellstränge oder Follikel in ihrer eigenartigen Gestaltung wesentlich bedingt sieht durch das gegenseitige Durchwachsen von Stroma und Keimepithel: so können natülich auch keine *Pflüger*'schen Schläuche da auftreten, wo das Stroma selbst ursprünglich ganz fehlt. Die bei Säugethieren und Vögeln complicirtere, bei Plagiostomen schon einfachere Form der allmälig sich zu Eifollikeln umformenden Zellstränge wird dadurch in der allereinfachsten Gestalt des Ureier enthaltenden Keimepithels bei Fischen und Amphibien festgehalten; und der Typus der Eifollikelbildung ist also auch nicht in derjenigen Form zu suchen, in welche hinein dieselbe durch das Auftreten des, nicht allen Wirbelthieren zukommenden Stroma's gedrängt wird.

Wesentlich ist dagegen dreierlei: erstlich die Abstammung der ganzen Follikel vom Keimepithel, zweitens das übermässige Wachsen einer central gelegenen Zelle, der Eizelle, welcher die gleichfalls sich vermehrenden und sie umgebenden Follikelzellen als Nährzellen (*Ludwig*) dienen und drittens die Fähigkeit der Theilung der Ureier (oder Primordialeier) und der Vermehrung der Follikel auch durch die Epithelzellen. Dass in der That die Follikelepithelzellen auch die Fähigkeit haben, sich zu verändern und die Zahl der Follikel zu vermehren, ist an jungen Eierstöcken von Knochenfischen, wie Amphibien recht leicht zu erweisen.

Wir haben also auch hier wieder bei Amphibien und Knochenfischen dieselbe Erscheinung, wie bei den übrigen Wirbelthieren; es bewahren einzelne Theile des Eierstocks lange Zeit ihren embryonalen, einfachsten Character und damit die Fähigkeit, sich in der ihnen eigenthümlichen Weise fortwährend zu vermehren. Mit einem Worte: es giebt auch im Eierstock der Wirbelthiere einzelne Theile, welche als Zuwachsorgane für die, den Verlust ersetzenden, und die frühzeitige Erschöpfung verhindernden neuen Follikel angesehen werden können, nur dass diese Theile sich hier nicht, wie beim Hoden der Plagiostomen, in so scharfer und characteristischer Weise von dem, die alten Follikel enthaltenden Theile des Eierstocks absetzen. Nur bei den Eierstöcken mit wirklichem Stroma (Säugethiere, Vögel, (Reptilien?) und Plagiostomen) grenzt sich das Keimepithel scharf ab von den tieferliegenden, schon ausgebildete Follikel enthaltenden Schichten, und auch hier behält dasselbe wahrscheinlich recht lange, vielleicht selbst bis in's späteste Alter hinein die Fähigkei der Ersatzleistung bei. Wenigstens glaube ich in diesem Sinne die, nicht grade sehr seltenen Beobachtungen von neu gebildeten Eifollikeln in späteren Lebensaltern verwerthen zu dürfen, obgleich *Waldeyer* (auf dessen Aufzählung dieser Fälle ich hier verweise) sie als unwahrscheinlich anzusehen scheint. Bei Amphibien und Fischen aber tritt nach der jedesmaligen Erschöpfung des Eierstockes durch die Brunst, eine Neubildung von zahlreichen Follikeln ein; diese entstehen theils aus noch unentwickelten Zellgruppen, welche *Waldeyer*[1]) zuerst beschrieben hat und als „Keiminseln" treffend bezeichnet hat, theils auch direct durch die Vermehrung der schon angelegten älteren Follikel; es fehlt der Gegensatz zwischen dem embryonalen Keimepithel und den ältere Follikel enthaltenden Schichten, da ja hier der Eierstock durch directe Umwandlung der ursprünglich vorhandenen stromalosen Ureierfalte entstanden ist. *Waldeyer* nennt allerdings

---

1) *Waldeyer*, l, c. p. 74. Fig. 28.

die von ihm im Frosch-Ovarium aufgefundenen „Keiminseln“ gradezu *Pflüger*'sche Schläuche und er begründet diesen Vergleich wesentlich auf ihre, vom sogenannten Endothel verschiedene histologische Structur und die oberflächliche Lage eines Theiles ihrer Zellen. Beides aber beweist Nichts. Der von *Waldeyer* so vielfach verwerthete Gegensatz zwischen Keimepithel und Endothel existirt erstlich nicht; denn ich habe bei Haien den Nachweis geliefert, dass ein ursprünglich cylindrisches Keimepithel nach Ausbildung einer gewissen Menge von Ureiern in endotheliales Plattenepithel übergehen und doch noch Ureier und Follikel zu produciren vermag (Squatina, Mustelus etc.). Und es ist zweitens mit dem Nachweis, dass diese Keiminseln mit einer gewissen Zahl ihrer Zellen oberflächlich liegen, also eine Art Keimepithel bilden, noch nicht erwiesen, dass die Keiminseln selbst direct den *Pflüger*'schen Schläuchen vergleichbar seien. Mir scheinen eben die letzteren eine zu bedeutende Rolle gespielt zu haben; sie stellen, wie ich schon gezeigt habe, eben nur die besondere Art dar, durch welche sich bei Plagiostomen und vor Allem den höchsten Wirbelthieren der, allen Wirbelthieren ohne Ausnahme gemeinsame Typus der Eifollikelbildung realisirt.

Dieser aber ist durch die Ureierfalte und die ihr zukommenden Eigenthümlichkeiten gegeben; verharrt sie durch Mangel des Stroma's auf diesem embryonalen Stadium, so entsteht der Eierstock der Knochenfische und Amphibien, verändert sie sich durch Entwickelung des Stroma's, so tritt der auch in den Vorgängen bei der Follikelbildung selbst eigenthümlich modificirte Eierstock der höheren Vertebraten und Plagiostomen mit mehr oder minder lange persistirendem Keimepithel auf.

Schliesslich muss ich noch darauf hinweisen, dass wahrscheinlich überall bei der Umbildung der aus Keimepithelzellen direct entstandenen Ureier eigenthümliche Vorgänge eintreten, welche wie bei den Plagiostomen eine Unterscheidung von primären und secundären Ureiern gestatten.

Es beruht die obige Vergleichung der Eierstocks- und Follikelbildung auf der ausdrücklich gemachten und bewiesenen Annahme, dass Follikelzellen, wie Eizellen direct aus demselben Epithel des Keimwulstes herstammen, genetisch also gleichwerthig sind. Einen schroffen Gegensatz hierzu bekundet die *Kölliker*'sche Darstellung[1]) von der Herkunft der Follikelzellen beim Säugethier. Er sagt gradezu, dass sie den Eizellen nicht gleichwerthig seien; diese letzteren leitet er, wie *Waldeyer* direct vom Keimepithel des

---

[1]) *Kölliker*, Ueber die Entwicklung der *Graaf*'schen Follikel der Säugethiere. Verhandl. d. med.-physik. Gesellsch. Würzburg 1875. N. F. Bd. 8.

Eierstocks her ab, die sie umgebenden Follikelzellen sollen sich aber erst secundär um sie herumlegen aus eigenthümlichen Zellsträngen heraus, welche aus dem Innern des Eierstocksstroma's jenen Eizellen entgegen wachsen sollen. Diese Zellstränge aber entspringen nach ihm aus dem *Wolff*'schen Körper und es würde somit das Follikelepithel einem Stratum entstammen, welches nach der bisherigen Annahme sich wohl an der Ausbildung des Hodens, nie aber an derjenigen der Eierstocksfollikel betheiligt.

Ich kann nun allerdings die *Kölliker*'schen Angaben nicht widerlegen, weil sie sich ausschliesslich auf den Eierstock der Säugethiere beziehen und mir keine Beobachtungen über diesen vorliegen. Indessen kommen sie mir aus ganz allgemeinen Gründen sehr unwahrscheinlich vor. Es lässt sich schwer annehmen, dass in einer Thiergruppe, deren gesammtes Urogenitalsystem eine bis in feine Einzelheiten hinein weitgehende Uebereinstimmung zeigt, die Eierstocksbildung auf zweierlei ganz heterogene Weisen vor sich gehen sollte; ganz unmöglich wäre dies trotzdem nicht. Um indessen den Gegensatz wirklich zu erweisen, genügen so sporadisch gemachte Beobachtungen, wie die *Kölliker*'s sind, nicht; einzelne Bruchstücke eines offenbar sehr complicirten Bildungsvorganges werden von ihm in der ihm gerade zusagenden (vielleicht weil abweichenden?) Weise gedeutet, ohne dass er sich bis jetzt die Mühe gegeben hätte, den ganzen Cyclus der Umbildungen kennen zu lernen. Bei Plagiostomen,

---

[1]) In dem soeben (Mitte September) mir zugekommenen 4. Heft Bd. XI. des Archivs für mikroskopische Anatomie findet sich ein Aufsatz von Dr. *Alexander Schultz* „Zur Entwicklungsgeschichte des Selachiereis", den ich an der passenden Stelle nicht mehr verwerthen konnte. Er bestätigt zunächst, ohne freilich die Arbeit zu kennen, den von *Ludwig* zuerst nachgewiesenen Bildungsvorgang der Eifollikel bei Rochen; es scheint fast, als ob in der That, wie ich oben vermuthungsweise ausgesprochen, der Vorgang der Einstülpung bei Rochen einfacher sei, als bei Haien, indem nach *Schultz* die meisten sich einsenkenden Keimepithelschläuche nur je ein Ei enthalten sollen. Es bestätigt *Schultz* ferner die Angabe von *Ludwig*, dass sich aus dem Keimepithel neben der grossen runden Eizelle auch eine Menge cylindrischer Zellen einstülpen, welche sich um jene als Eifollikelepithel herumlegen.

Abweichend und neu ist indessen seine Angabe, dass in die schon gebildeten Eifollikel auch vom Stroma her Zellen einwanderten, welche er geradezu als Lymphzellen beschreibt und von denen er behauptet, dass sie sich zwischen die, vom Keimepithel abstammenden Follikelepithelzellen einschieben. In seiner Beschreibung aber findet sich kein Beweis, dass die kleineren Zellen, welche er als „lymphoide" (!) Zellen des Follikelepithels beschreibt, in der That von aussen her eingewandert seien, oder dass die grösseren, von ihm als Granulosazellen bezeichneten Zellen ausschliesslich durch die Umwandlung der ursprünglichen, vom Keimepithel her mit dem Ei eingesenkten Follikelepithelzellen herstammten. Seine Zeichnungen liefern dagegen

Knochenfischen und Amphibien (und fast allen Wirbelthieren) sind ganz zweifellos Eizellen und Eifollikelzellen identisch, weil entstanden durch Umwandlung der primären Ureier oder mit ihnen homologen Keimepithelzellen. Bei Reptilien scheint es nach *Leydig* ebenso zu sein; für Vögel und Säugethiere gibt *Waldeyer* dasselbe an und nur für die letzteren macht *Kölliker* Opposition. Ich persönlich habe, wie gesagt, keine eigene Erfahrung über diese letzteren; aber ich muss bekennen, dass die *Kölliker*'sche Argumentation nicht dazu angethan scheint, ihnen die Sonderstellung zu erwerben, in welche die Säugethiere offenbar gebracht werden würden, wenn seine Annahme das Richtige getroffen hätte. Ich glaube an ihre Richtigkeit nicht, weil durch sie einem von *Ludwig* in seiner Arbeit über die Eibildung im Thierreich nachgewiesenen Gesetze widersprochen wird und weil sie nur einzelne Bildungsstadien, nicht aber den ganzen, durch Beobachtung festgestellten Entwicklungsgang zur Grundlage macht.

C. Der Hode der Wirbelthiere. Es wird zweckmässig sein, die wichtigsten, bei der Untersuchung des Plagiostomenhodens gewonnenen Resultate hier noch einmal kurz zusammengefasst zu wiederholen.

Es geht aus der indifferenten Ureierfalte des Männchens zunächst eine Vorkeimfalte hervor durch Einsenkung der Ureier (Acanthias) oder des einfachen Epithels (Squatina, Mustelus) in das dicke Stroma hinein; diese Einwucherung beginnt früher, als beim Weibchen die erste Bildung der Eifollikel, bei den extremen Gattungen Acanthias und Mustelus schon, wenn die Embryonen eine Gesammtlänge von 6$^{\text{ctm.}}$ erreicht haben.

In dieser Vorkeimfalte geht eine doppelte Veränderung der eingewanderten Epithelzellen und Ureier unter beständiger Vermehrung vor sich: sie bilden sich einmal durch oben näher geschilderte Umbildung zu Primitivfollikeln oder -ampullen, und zweitens zu den Anfängen der Hoden-

---

den Beweis, dass er die hier stattfindenden Vorgänge nicht mit hinreichender Kritik untersucht hat; denn sonst würde ihn selbst schon die Thatsache stutzig gemacht haben, dass die Zahl der grossen, runden Granulosazellen des älteren Follikels (10) nicht mit derjenigen (mindestens 20) der cylindrischen Granulosazellen des jüngeren übereinstimmt (l. c. Taf. XXXIV Fig. 7.). Nach seinen Abbildungen müsste sich zuerst die Gesammtzahl der Granulosazellen auf weniger, als die Hälfte reducirt, nachher aber wieder stark vermehrt haben: Vorgänge, deren Unwahrscheinlichkeit auf der Hand liegt. Seine grossen, runden Granulosazellen sind sicherlich nichts andres, als die weiter oben von mir beschriebenen Ureier-ähnlichen Zellen des Follikelepithels, durch deren bei Haien durchaus nicht regelmässige Anwesenheit ich zu der hypothetischen Annahme veranlasst wurde, dass auch bei Plagiostomen Vermehrungen der Follikel aus dem Epithel schon ausgebildeter Eifollikel stattfinden könnten, wie solche nach eigenen Beobachtungen zweifellos im Eierstock der Knochenfische vor sich gehen.

canälchen um. Das erste Stadium ihrer Ausbildung liefert aus zweierlei Zellenarten gebildete Vorkeimketten, das zweite aus ähnlichen Zellen bestehende Schläuche, die Vorkeimschläuche. Die ersteren bewahren zeitlebens ihren embryonalen Character bei, wie aus ihrer beständigen Vermehrung hervorgeht; wenn später auch gar keine Einwanderung von Keimepithelzellen in die Vorkeimfalte hinein mehr erfolgte, so leisten die Vorkeimketten Gewähr dafür, dass — unter normalen Verhältnissen — der Ersatz der zu Grunde gehenden alten Follikel durch Nachschub junger nie aufhört.

Dadurch, dass die Ampullen immer dorsal an der Basis der Genitalfalte zuerst entstehen, bildet sich hier der eigentliche Hode aus; an ihm bleibt die Vorkeimfalte zuerst als äussere sitzen, im späten Alter kann sie (Squatina) fast vollständig zu einer inneren werden. Der Gegensatz zwischen eigentlichem Hoden und der (embryonalen) Vorkeimfalte ist aber immer bis in's späteste Alter hinein zu erkennen.

An der Ausbildung des eigentlichen Hodens nimmt ausser der Vorkeimfalte noch ein zweites Organ Theil: der Geschlechtstheil der *Leydig*'schen Drüse. Aus den zu vasa efferentia sich umwandelnden Segmentalgängen entsteht das basale Hodennetz; die Segmentaltrichter schliessen sich hier, verlängern sich und vereinigen sich gewiss zum Theil zu dem Centralcanal des Hodennetzes, seitliche Ausbuchtungen desselben bilden das eigentliche basale Netz. Dieses wächst den aus den Vorkeimschläuchen hervorgehenden unteren Hodenkanälen entgegen und verbindet sich mit ihnen; die an den dünnsten Canälen ansitzenden Ampullen sind ursprünglich immer gegen sie abgeschlossen.

Die Entstehung der Primitivampullen aus den Zellen der Vorkeimschläuche steht in schroffem Gegensatz zu der Bildungsweise der Eifollikel; es lagern sich zweierlei Formen von Zellen mehr oder minder regelmässig um ein Centrum herum, in welchem immer ein Schleimpfropf, oft sogar auch eine echte Zelle liegt (Scyllium); die Zellennatur derselben wird dadurch bewiesen, dass sie unter Umständen (s. p. 248) wachsen und vollständig das Aussehen einer von Follikelepithel umschlossenen Eizelle annehmen kann. Bei normalem Verlauf aber wird diese centrale Zelle oder der Schleimklumpen vollständig resorbirt; so entsteht die centrale Höhlung der jungen Ampulle.

Die die Wandung derselben bildenden Zellen (also eigentlich die Follikelepithelzellen) vermehren sich stark und bilden in den jüngsten Ampullen des eigentlichen Hodens ein cylindrisches oder conisches (anfänglich wohl einschichtiges) Epithel; der Kern ihrer Zellen ist gross, rund und körnig. Von dem letzteren aus entstehen durch Abschnürung

nach aussen hin neue Kerne, um welche sich Inhaltsportionen der ersten Zelle als kleinere, in der Mutterzelle liegende Spermatoblastzellen herumlegen. Liegen in jeder Mutterzelle etwa 60 solcher Spermatoblastzellen, so ist der primäre Kern derselben aufgezehrt und die Ampulle hat ihren grössten Durchmesser erreicht. Aus den Kernen der Spermatoblastzellen gehen die Samenkörperchen (d. h. wohl nur ihr Vordertheil) hervor in der bekannten Weise. In jeder Mutterzelle legt sich eine Deckzelle peripherisch über das Spermatozoenbüschel, dessen Schwänze radiär in die Höhlung der Ampulle hineintreten; sind diese ganz reif, so tritt seitlich an ihnen ein eigenthümlicher Propulsionskörper auf, der Kern der Deckzelle schwillt stark an und rückt zur Seite und dabei wird das Zoospermbüschel aus der Mutterzelle heraus geschoben; sind sie frei, so platzt die Ampulle dort, wo sie sich an den Stil ansetzt, die Samenkörperchen treten in die Hodencanälchen, die Deckzellen und Propulsionskörper bleiben zurück und unterliegen einer allmäligen rückschreitenden Metamorphose, während gleichzeitig die Ampullen zuerst plattgedrückt und auch immer kleiner und kleiner werden. Die einzelnen Stadien dieser Umbildung zu wiederholen, ist überflüssig; ich verweise in dieser Beziehung auf § 4 C.

Es handelt sich nun um Aufsuchung derjenigen schon bekannten Verhältnisse der Hodenentwickelung anderer Thiere, welche zur Vergleichung in Bezug auf die wichtigsten Momente der Hodenbildung herangezogen werden könnten. Die Summe der in dieser Richtung verwerthbaren Angaben in der Literatur ist leider sehr gering.

Was zunächst die *primitive Bildungsweise* der wichtigsten Hodentheile, der secernirenden Samencanälchen, betrifft, so liegt meines Wissens keine einzige bestimmte Angabe über Entstehung derselben aus dem Keimepithel vor. *Waldeyer*[1]) behauptet, sie entstünden aus dem *Wolff*'schen Körper; *Kölliker*[2]) und *Sernoff*[3]) bestreiten dies, und lassen sie frei in der Hodenanlage auftreten.

Waldeyer sagt in seinem Schlusscapitel mit grosser Entschiedenheit: „Das Epithel des *Wolff*'schen Ganges ist die Anlage der männlichen Sexualorgane, sowie des harnbereitenden Apparates. Aus demselben gehen, soweit es den Sexualcanal betrifft, zunächst die Canälchen des Nebenhodens hervor, die dann in dasselbe vasculäre und bindegewebige Lager

---

1) *Waldeyer*, Eierstock und Ei p. 152.

2) *Kölliker*, Ueber die Entwicklung der *Graaf*'schen Follikel der Säugethiere. Medic. physik. Verhandl. N. F. 1875. Bd. 8.

3) *Sernoff*, Zur Frage über die Entwickelung der Samenkanälchen des Hodens und der *Müller*'schen Gänge. Medicin. Centralbl. 1874. No. 31.

hineinwachsen, welches auch dem Keimepithel als Unterlage dient, und dort die Samencanälchen liefern".

Ich sehe dabei von dem oben als unrichtig erwiesenen Satz ab „es sei das Epithel des *Wolff*'schen Ganges der Ursprung der Urniere;" dass er sich in keiner Weise an ihrer Bildung betheiligt, ist oben bewiesen worden. Nach dem, was ich selbst über die Betheiligung der *Leydig*'schen Drüse am Aufbau des Hodens angegeben, ist dieser Punct irrelevant; es handelt sich zunächst nur um Beurtheilung der Angabe, es entstünde bei den Amnioten der Hoden aus den Schläuchen des *Wolff*'schen Körpers. Nun sehe ich mich aber leider bei *Waldeyer* völlig vergeblich nach dem Beweis dieser Behauptung um und der entschiedene Ausspruch des Schlusscapitels scheint fast für didactische Zwecke dogmatisch hingestellt worden zu sein. Er sagt selbst [1]), dass es ihm überhaupt nicht gelungen sei, den sicheren Nachweis der ersten Entstehung der Samencanälchen zu führen; und er gründet die angezogene Behauptung nur darauf, dass er im *Wolff*'schen Körper engere Canäle gefunden habe, welche zum Theil mit den Samencanälchen im Innern des Hodens (Hühnchen 7. Tag) in Verbindung stünden. Die von ihm angezogene Abbildung [2]) kann indessen, so wahrscheinlich sie dies auch macht, nicht ganz als beweisend angesehen werden. Er giebt ferner an,[3]) dass zu einer Zeit, wo innerhalb des Hodens die Samencanälchen noch nicht unterscheidbar seien, einzelne jener hellen Canäle des *Wolff*'schen Körpers schon an der Grenze des Hodens liegen und er schliesst daraus, dass die Samencanälchen im Hoden nicht selbständig entstehen, sondern von aussen her aus dem *Wolff*'schen Körper in ihn hineinwachsen.

Diese letztere Beobachtung spricht nun allerdings sehr dafür, dass wirklich Canäle vom *Wolff*'schen Körper aus in das Stroma der Hodenfalte eindringen; aber sie beweist nicht im Mindesten, dass aus ihnen die Samencanälchen d. h. die eigentlich secernirenden Bildungscanäle der Zoospermen hervorgeben. Allerdings hat man wohl ziemlich stillschweigend die sämmlichen, im Hoden der Amnioten vorkommenden und miteinander in Verbindung stehenden Canäle als morphologisch identisch angesehen, obwohl man längst wusste, dass nur ein Theil derselben Samenkörperchen zu bilden im Stande sei; nur die gewundenen Samencanälchen sind, wie bekannt, die Bereitungsstätte des Samens, die geraden da-

1) *Waldeyer*, l. c. p. 138.
2) l. c. Taf. VI Fig. 58.
3) l. c. pag 139.

gegen und die weiten Räume des Hodennetzes mit den Canälen des Nebenhodens wurden von jeher mit jenen in Gegensatz gebracht. Trotzdem glaubte man an ihre ursprüngliche morphologische Uebereinstimmung, da man immer annahm, dass sie alle aus demselben embryonalen Substrat abstammten, ob man sie nun einfach in der Hodenfalte von selbst entstehen oder mit *Waldeyer* durch Einwanderung vom *Wolff*'schen Körper her sich abzweigen liess. Dass die letztere Annahme zum Theil das Richtige trifft, scheint mir allerdings selbst nach *Waldeyer*'s wenig ausführlichen Beobachtungen hierüber doch ziemlich sicher; aber eben auch nur theilweise thut sie dies.

Bei den Plagiostomen ist es erwiesen, dass bei der Ausbildung des Hodens zweierlei Theile zusammentreten müssen; die eigentlich secernirenden Organe, die samenbereitenden Ampullen, entstehen direct durch die Vorkeime, also indirect aus dem Keimepithel der Ureierfalte; das basale Hodennetz und der centrale Hodencanal aus den Segmentalgängen. Nun lässt sich schwer glauben, dass im schroffen Gegensatz hierzu bei den Amnioten auch die samenbereitenden Theile aus dem *Wolff*'schen Körper abstammten, wie dies die Plexus seminales sicherlich und wahrscheinlich auch die geraden Samencanälchen thun; es ist vielmehr anzunehmen, dass die gewundenen Samencanälchen der Säuger, wie die Ampullen der Plagiostomen, vom Keimepithel her gebildet werden. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme ist allerdings in diesem Augenblick nicht ohne erneute Untersuchung zu bringen.

Es lassen sich indessen für sie einige nicht unwichtige Gründe und selbst einige Beobachtungen in's Feld führen. Ich habe oben gezeigt, dass die Keimfalte der Amphibien nur eine stark umgebildete Ureierfalte ist, und dass das eigentliche massive Stroma ihr fehlt; so wenig, wie beim Eierstock, brauchen hier die Ureier oder Primitivfollikel in ein anderes Substrat einzuwandern; sie bleiben an den ursprünglichen Bildungsstellen liegen und sie verwachsen nach *Wittich*'s[1]) Angaben erst secundär mit den von der Urniere her ihnen entgegenkommenden Canälchen des Hodennetzes. Da hier die ganze Hodenfalte nur das sehr stark verdickte Keimepithel ist — wie solches z. B. auch bei den Plagiostomen-hoden von Acanthias eine kurze Zeit besteht —, so sind natürlich die primitiven Anlagen der Hodenfollikel direct Abkömmlinge des Keimepithels, denen die vom *Wolff*'schen Körper herkommenden Anlagen der Hodencanälchen entgegenwachsen. Wir haben also in beiden, durch die Structur der Ureierfalte bezeichneten grossen Gruppen der Wirbelthiere einige

---

[1]) *v. Wittich*, Zeitschr. f. wiss. Zool. 1853 p. 125 sqq. Taf. IX, X.

Ordnungen, welche nach den vorliegenden Beobachtungen auch in Bezug auf die Entstehung des Hodens miteinander übereinstimmen. Angenommen nun, es würden bei Säugern und Vögeln trotzdem sämmtliche drüsige Theile des Hodens aus dem *Wolff*'schen Körper entstehen, so wäre damit ein Gegensatz erwiesen, der die sonst bis in die feinsten Einzelheiten hinein herrschende Uebereinstimmung aller Wirbelthiere (Amphioxus natürlich ausgenommen) an einer einzigen Stelle zerstören würde. An eine solche Unterbrechung der Continuität organischer Anlagen kann ich nicht glauben; und ich bin überzeugt, dass eine bei den Amnioten speciell auf diesen Punct gerichtete Untersuchung sehr bald die Richtigkeit meiner hypothetischen Annahme erweisen wird.

Uebrigens hat *Waldeyer* selbst auch wieder zu Gunsten derselben einige Beobachtungen geliefert, obgleich er sagt, dass er die ursprünglich vermuthete Umbildung von Zellen des Keimepithels zu Epithelzellen der Samencanälchen nicht habe nachweisen können. Er giebt nemlich (l. c. p. 138) an, dass man „zuweilen in dem Keimepithel des Hodens aus späterer Zeit, wo eine Verwechslung mit Ovarien gar nicht mehr möglich ist, die eben beschriebenen und als Primordialeier gedeuteten grösseren Zellen mit schönen klaren, grossen Kernen nachweist. Dieselben liegen auch mitunter in dem Keimepithel, welches sich auf die Radix mesenterii fortsetzt.“ Dann fügt er hinzu, dass er niemals weitere Entwicklungsstufen beobachtet habe, und dass ihr Vorkommen nicht auffallend sei, da in dem zweifellos vorhandenen Keimepithel natürlich auch die Möglichkeit gegeben wäre, dass wenigstens die Anfangsstadien von Eiern in ihr gebildet würden. Nun ist es wohl, nach den oben mitgetheilten Beobachtungen über die Einwanderung der Ureier in das Stroma des Plagiostomenhodens, erlaubt zu fragen, ob nicht vielleicht doch *Waldeyer* die, etwa nur an wenigen Stellen auftretenden und rasch vorübergehenden Stadien der Einwanderung übersehen habe; denn auch beim Hoden der Haiembryonen habe ich sehr oft ganz vergeblich nach solchen gesucht, obgleich sie an anderen Individuen ungemein deutlich waren.

Es scheinen diese Einwanderungen mit periodischen Unterbrechungen grade so vor sich zu gehen, wie auch bei der späteren Umbildung der Ampullen eine periodische Ausbildung derselben aus der Vorkeimfalte heraus, ziemlich sicher nachgewiesen werden konnte. Wenn man dann ferner bedenkt, dass bei Säugethierhoden die Einwanderung der Primordialeier oder Epithelzellen aus dem Keimepithel in das Stroma der Hodenfalte hinein wohl sicherlich sehr frühzeitig aufhört, und dass dieser Punct noch nie, wie ich es bei Haien gethan, sorgfältig an ganzen Schnittreihen zahlreicher und verschieden alter Embryonen verfolgt wurde: so kann

man sich auch nicht wundern, dass bisher ein Vorgang nicht beobachtet wurde, welcher selbst an dem, in jeder Beziehung günstigen Material der Plagiostomenhoden nur mit grosser Mühe festgestellt werden konnte.

Genug, die Thatsache, dass bei Plagiostomen, wie bei Amphibien die samenbereitenden Drüsen des Hodens direct aus dem Keimepithel abstammen, die ausführenden Canäle des Hodennetzes aber aus der *Leydig-Wolff*'schen Drüse, ist für mich hinreichend, um anzunehmen, dass auch die secernirenden, wie ausführenden Theile der Hoden bei allen übrigen Wirbelthieren in gleicher Weise entstehen.

Es ist hiernach auch überflüssig, auf die von *Kölliker* vertretene Anschauung einzugehen; denn es versteht sich von selbst, dass sie hinfällig ist, wenn wirklich die Samendrüsen vom Keimepithel abstammen und ebenso, dass sich ein endgültiger Ausspruch auch nach dieser Richtung hin nicht eher thun lässt, als bis mit Rücksicht auf die hier vertretene Anschauung die sämmtlichen Wirbelthiere durchgearbeitet sein werden. Dieselben Analogie-Gründe, welche mich annehmen lassen, dass *Waldeyer* sich in Bezug auf die Herkunft der graden Sammelcanälchen geirrt haben müsse, sind auch gegen die *Kölliker*'sche Ansicht, dass sie ohne Betheiligung des *Wolff*'schen Körpers im Hodenstroma selbständig entstünden, anzuführen.

Noch weit ärmer, ja gänzlich mangelnd ist das Material an Beobachtungen in Bezug auf Theile, welche sich der von mir bei allen Plagiostomen nachgewiesenen Vorkeimfalte des Hodens vergleichen liessen. Diese letztere ist als Zuwachslinie oder Ersatzorgan für die, im functionirenden Hoden zu Grunde gehenden Follikel anzusehen, und sie bewahrt trotz mannichfacher Veränderungen ihrer Lage den ursprünglich embryonalen Character zeitlebens bei.

Bei allen bisher vorliegenden Untersuchungen über Entwickelung des Hodens und namentlich der Zoospermen ist man von der Ansicht ausgegangen, die mitunter auch (so neuerdings noch von *Neumann*[1]) ganz bestimmt ausgesprochen wurde: dass die Hodenzellen, durch deren Lebensthätigkeit die Spermatozoen entstünden, nie zu Grunde gingen, sondern sich regenerirten, um in der nächsten Periode der Brunst von Neuem Samenkörperchen zu erzeugen. Nun ist aber durch keine einzige Beobachtung wirklich erwiesen, dass die Spermatoblastzellen, welche einmal gedient haben, noch einmal oder mehrmal Dienste thun müssen; es ist ferner bisher durch keine einzige Beobachtung die Lücke zwischen der embryonalen

---

[1]) *Neumann*, Untersuchungen über die Entwickelung der Spermatozoiden, *Schultze*'s Archiv 1875 Bd. XI pag. 292 sqq.

Entstehung des ganzen Hodens und der Bildung der Zoospermen im schon functionirenden Hoden ausgefüllt worden. Eine vollständige Entwicklungsreihe, wie ich sie hier zuerst für den Haifischhoden geliefert habe, fehlt bis jetzt noch überall. Da nun bei den Plagiostomen erwiesen ist, dass die alten Follikel nach einmaligem Dienst zu Grunde gehen, ihre Ersatzmannschaft fort und fort von der Vorkeimfalte her gebildet und vorgeschoben wird, so ist natürlich die Frage berechtigt, ob nicht ähnliche Zuwachslinien oder -Flächen auch bei den Hoden aller übrigen Wirbelthiere gefunden werden möchten, sobald man erst einmal nach ihnen suchte. Einige wenige Angaben über das Wachsthum der gewundenen Samencanälchen des Säugethierhodens an ihren blinden Enden finden sich in den verschiedenen Handbüchern; sie zielen aber immer nur darauf ab, das Wachsthum überhaupt zu constatiren, werden aber nie benutzt, Ersatzpuncte für die alten abgestorbenen oder doch nicht mehr functionirenden Theile der Samencanälchen, die der Vorkeimfalte des Plagiostomenhodens gleichzustellen wären, nachzuweisen.

Natürlich kann die so durch die Entdeckung der Vorkeimfalte am Plagiostomenhoden aufgeworfene Frage nur durch genaue Untersuchungen auch in andern Ordnungen endgültig beantwortet werden; ich meinerseits kann hier über die gegebene Anregung nicht hinausgehen. Um indessen jetzt schon zu zeigen, dass ich zu der Annahme, es deute die Vorkeimfalte eine allgemein bestehende Einrichtung im Hoden aller Wirbelthiere (ja selbst mancher Wirbellosen) an, auch in gewissem Sinne berechtigt bin, theile ich hier ganz kurz mit, dass *Spengel* auch bei Amphibien Stellen im Hoden gefunden hat, welche offenbar dazu bestimmt sind, neue Hodenfollikel zum Ersatz der alten, zu Grunde gehenden zu erzeugen. Diese Zuwachspuncte treten allerdings nie in Form einer Vorkeimfalte auf; sie können dies auch gar nicht, da die Genitalfalte die Eigenthümlichkeiten einer Ureierfalte recht lange bewahrt, die Vorkeimfalte der Plagiostomen aber ihre besondere Structur und Gestalt nur dadurch erhält, dass die zuerst gebildeten Hodenfollikel in der Hodenbasis abgelagert werden. Der Mannichfaltigkeit in den Lagerungsbeziehungen der alten Follikel und der embryonalen Ureier oder Vorkeime im Hoden der Amphibien, wie sie eben durch den Mangel jeder strengen Scheidung dieser Theile (wenigstens im Anfang) ermöglicht ist, entspricht sowohl die grosse Verschiedenheit in der Form und Structur der Follikel, wie in der Lagerung der aus embryonalen Vorkeimen bestehenden Zuwachstheile.

Bei Insecten hat man bekanntlich schon längst die oberen Enden der Samenröhren (und auch der Eiröhren) als die Bildungsstätte neu sich

erzeugender und Ersatz für die alten leistender Samenzellen erkannt; hier auch liegt die morphologische Uebereinstimmung dieser Zuwachspuncte in beiden Geschlechtern auf der Hand. Bei Krebsen und anderen Gliederthieren fehlen alle in dieser Richtung verwerthbaren Beobachtungen; ich selbst habe nur beim Flusskrebs gesehen, dass die Verhältnisse viel complicirter sind, wie bei den Insecten, dass aber auch hier gewisse Zuwachspuncte existiren, von denen aus ein Ersatz der ausgedienten Follikel geleistet wird; und merkwürdig genug scheinen auch hier die embryonalen Vorkeime, grade wie bei einigen Plagiostomen, erst die Structur von Eifollikeln anzunehmen, ehe sie sich in die eigentlichen Hodenfollikel umzuwandeln vermögen.

Auch über die Art und Weise, wie die samenbereitenden Drüsenfollikel aus der Ureierfalte oder in einer Vorkeimfalte entstehen, ist Nichts bekannt; bei allen Arbeiten über Entwickelung des Hodens findet man immer nur ganz vage Angaben über die erste Zeit des Auftretens der Samencanälchen in der primitiven Hodenanlage. Es ist daher auch unmöglich, die Umwandlungen und die Entstehung der primären Hodenampullen der Plagiostomen mit den analogen Veränderungen in den Hodenanlagen andrer Thiere zu vergleichen und es fragt sich überhaupt, ob der von mir bei den Haien sorgfältig geschilderte Vorgang den allgemeinen Typus bezeichnet oder nur eine Variante desselben. Die Mannichfaltigkeit in der Form der Follikel des Hodens — sie treten bald als verästelte, bald als einfache cylindrische oder kolbige Schläuche auf, dann in Form von Säcken oder runden und ovalen Kapseln — und namentlich die ungemeine Verschiedenheit der Gestalten, welche die Vorkeim- oder Zuwachsorgane sicherlich annehmen, lassen erwarten, dass auch die Entstehungsweise der Follikel selbst sehr verschiedenartig sein wird. Weiteren Untersuchungen muss es natürlich vorbehalten bleiben, hier den Typus festzustellen. Nach den, allerdings sehr wenig zahlreichen Beobachtungen, die ich selbst gemacht und den Angaben über die Structur der Samenfollikel, — soweit letztere vorliegen —, glaube ich indessen die Ansicht aussprechen zu dürfen, es werde in der That gelingen, sämmtliche, bei den Wirbelthieren vorkommende Formen der Samenfollikel auf das Schema der Primitivampulle des Haifischhodens zurückzuführen.

Diese letztere entsteht, wie wir gesehen haben, durch Umbildung der Vorkeimketten und Vorkeimschläuche. Da aber manche Hoden durch directe Umwandlung der Ureierfalte gebildet werden (Amphibien, Knochenfische, Reptilien?), so können bei diesen natürlich auch die Vorkeimketten und -schläuche nicht vorkommen d. h. die Zuwachsorgane des Hodens müssen hier eine andre Gestalt, wie bei den Haien, annehmen. Die Art

der Entstehung der Follikel selbst kann aber darum doch wieder eine gleiche oder verwandte sein. Für die Plagiostomen liegen die hauptsächlichsten Momente der Ampullenentwicklung in Folgendem: sie entstehen erstlich vollständig aus dem Keimepithel oder dem Ureierepithel der Genitalfalte; sie stehen zweitens den Eifollikeln gegenüber durch die häufig eintretende Resorption einer centralen Zelle und das ausnahmslose Auftreten eines centralen Hohlraumes im Innern der fast kugelrunden Ampullen; sie unterscheiden sich drittens von den Eifollikeln dadurch, dass ihre, um den centralen Hohlraum gelagerten Epithelzellen den Ausgangspunct der weiteren Ausbildung liefern, während sie in jenen gegenüber der von ihnen umschlossenen Eizelle bald an morphologischer Bedeutung verlieren.

Nach den hier angedeuteten drei Richtungen hin wird man zunächst wohl den sich entwickelnden Hoden bei den verschiedenen Wirbelthieren zu untersuchen haben und es wird sich dann zeigen, ob auch die so mannigfach gestalteten Samenfollikel derselben demselben Gesetz unterliegen: dass, im Gegensatz zu den Eifollikeln, ihre centralen Höhlungen durch Auseinanderweichen der Epithellagen der primitiven Follikel oder auch durch Resorption der von ihnen umschlossenen, im Innern gelegenen Zellen entstehen.

Auch in Bezug auf so manche andere Puncte — Entstehung der vasa efferentia und des Centralcanals des Hoden's, Bildung der Zoospermen aus den Spermatoblasten etc. etc. — sind durch die vorliegende Untersuchung im Grunde nur Fragezeichen aufgerichtet worden. Es liessen sich für die Annahme, dass die vasa efferentia bei den anderen Wirbelthieren nur umgewandelte Segmentalgänge seien, wohl die grosse Zahl und die bei Reptilien oft recht regelmässige Reihenordnung derselben anführen; zur Erledigung dieses Punctes gehört aber vor Allem erst einmal der, durch Beobachtungen überall festgestellte Nachweis der segmentalen Natur der *Leydig*'schen Drüse (oder Urniere der Amnioten). Es könnte ferner in dem in manchen Hoden vorkommenden Centralcanal (Amphibien, Reptilien) ein Homologon des Centralcanals des Plagiostomenhodens gesehen werden; zur Bewahrheitung solcher Hypothese gehörte aber auch wieder der Nachweis des Vorhandenseins von Segmentalgängen im Bereich der Hodenfalte und ihrer Verwachsung zu einem in der Hodenbasis verlaufenden Längscanal. Auch die von mir genau geschilderten Vorgänge bei der ersten Entstehung und Umbildung der Samenfollikel, die Bildungsweise der Spermatoblastzellen, und das Auftreten der Deckzellen könnten mit vereinzelt beschriebenen Phasen aus der Entwicklungsgeschichte der Zoospermen an-

derer Thiere in mehr oder minder innigen Zusammenhang[1]) gebracht werden. Ich unterlasse es indessen, die in Bezug auf die Genese der Samenkörper ungemein reichhaltige Literatur hier zu durchmustern, weil alle bisher darüber angestellten Arbeiten die Bildungsweise der Zoospermen im schon reifen, functionirenden Hoden behandeln, nirgends aber die, wie mir scheint, für das Verständniss auch dieses Vorganges ganz wesentliche Entstehung in den allerersten Follikeln und dieser selbst in's Auge fassen. Erst wenn man den letzteren Vorgang auch bei anderen Thieren in den Kreis der Untersuchung gezogen haben wird, dürfte es nützlich und möglich sein, die dann erkannten Bildungsweisen der Zoospermen und ihrer Follikel, mit dem von mir in allen seinen wesentlichsten Stadien bei den Plagiostomen geschilderten Vorgang zu vergleichen und in Zusammenhang zu setzen.

Die nun beendete Vergleichung der Keimdrüsen der Plagiostomen und der übrigen Wirbelthiere hat, wie man sieht, mehr Fragezeichen aufgestellt, als feststehende Resultate ergeben. Die Unmöglichkeit, zu solchen hier zu gelangen, liegt vorzugsweise begründet in dem, fast vollständigen Mangel aller Kenntnisse über die Zwischenstadien zwischen der ersten Embryonalanlage und den späteren Eigenthümlichkeiten der Structur und Umbildung dieser Theile.

Immerhin reichten die vorliegenden Beobachtungen aus zur Aufstellung einiger neuer allgemeineren Sätze oder zur Bestätigung schon bekannter. Zu diesen letzteren gehört vor Allem der, nun auch für Plagiostomen gelieferte Nachweis der absolut identischen Entstehung der männlichen und weiblichen Ureierfalte; zu jenen die Rückführung der besonderen Art der Eifollikelbildung auf die ursprüngliche Anwesenheit oder Abwesenheit des, vom Mesoderm herstammenden Stroma's der Genitalfalte. Bestätigt wurde ferner die Herkunft der ganzen Eifollikel vom Keimepithel; neu war dagegen der Nachweis, dass auch die Hodenfollikel demselben Epithel entstammen. Die Entstehung der vasa efferentia und des basalen Hodennetzes aus Segmentalgängen, das Vorhandensein einer Vorkeimfalte

---

1) So findet man z. B. in mehrfachen Arbeiten über die Entstehung der Samenkörperchen grosse Zellkerne abgebildet, welche ungefähr so liegen und aussehen, wie die Dekzellenkerne in den Ampullen des Plagiostomenhodens. Da jede Angabe über die Bildungsweise der Follikel und ihrer Theile selbst fehlt, so ist hier natürlich kein sicheres Urtheil ohne erneute Untersuchung zu fällen (s. *Bloch*, Ueber die Entwickelung der Samenkörperchen der Menschen und Thiere. Inaugural-Dissertation. Würzburg 1874. — *Kölliker*, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Z. f. w. Z. 1856 Bd. 7. — etc. etc.

im Hoden, die Ausbildung der primären Hodenfollikel und ihre Umbildung in die samenbildenden Ampullen, die Bildungsweise der Spermatoblastzellen — alle diese durch Beobachtung für Plagiostomen sichergestellten, von mir entdeckten Thatsachen konnten nur hypothetisch mit sehr vereinzelten Beobachtungen an andern Thieren in Verbindung gesetzt werden; zur strengen Durchführung des Vergleichs und zur Sonderung des Wesentlichen vom Unwesentlichen reichten die früheren Angaben in keiner Weise aus.

Anhangsweise muss ich noch einen kurzen Blick auf die Keimdrüsen des sogenannten niedersten Wirbelthieres, des Amphioxus, werfen. Die genaueste und neueste, auch durch histologische Zeichnungen erläuterte Arbeit hierüber verdanken wir *W. Müller*[1]).

Nach seinen und *Stieda's* und aller Früheren bekannten Untersuchungen sind Hoden wie Eierstock deutlich segmentirt, d. h. also in der Mehrzahl in einer Doppelreihe angebracht. Jeder Hode oder Eierstock besteht aus einem Säckchen, deren jedes von dem vor und hinter ihm liegenden durch eine dünne bindegewebige Kapsel getrennt ist. Der ausgebildete Eierstock ist dicht erfüllt von verschieden grossen Eiern; der Hode enthält auf das Centrum zu convergirende Hodencanälchen, die sich „zu einem sehr kurzen und dünnen, schwer wahrnehmbaren Vas deferens vereinigen, welches gewöhnlich an einer eingebuchteten Stelle der medialen Fläche jedes Segments etwas hinter dessen Mitte ausmündet.“ (l. c. p. 13). Auch jeder Eierstock mündet für sich aus. Bei Hoden wie Eierstock treten die Keime durch diese medialen Oeffnungen in die Kiemenhöhle (welche *Müller* allerdings fälschlich Leibeshöhle nennt.)

Eine Gleichstellung dieser Genitaldrüsen mit denen der Wirbelthiere ist vollständig unmöglich. So mannichfaltig bei diesen auch die Keimdrüsen und ihre Ausführgänge sind, so lässt sich doch überall der gleiche Typus nachweisen; kein einziges Wirbelthier zeigt uns Verhältnisse, die mit denen des Amphioxus zu parallelisiren wären. Bei allen Wirbelthieren finden sich zwei gemeinsame Ausführgänge für alle Abschnitte der Hoden oder Eierstöcke; bei Amphioxus mündet jede Keimdrüse (oder jedes Segment derselben, wenn man lieber will) für sich aus. Bei allen Wirbelthieren findet eine innige Vereinigung des Genitalapparates mit dem harnbereitenden statt, und es bildet sich bei allen ein nach gemeinsamem Typus gebautes Uro-

---

1) *W. Müller*, Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. 1875. Separatabdruck.

genitalsystem aus; bei Amphioxus fehlt jede Beziehung selbst zu den Epithelstreifen in der Kiemenhöhle, welche man jetzt mit aller Gewalt zu Wirbelthiernieren machen will. Der gänzlich missglückte Versuch zeigt, dass bei dem Amphioxus von keinem Urogenitalsystem im Sinne des entsprechenden Organs der Wirbelthiere die Rede sein kann. Bei den Vertebraten liegen die Keimdrüsen in der Leibeshöhle und sie entstehen hart an der Basis des Mesenteriums durch Umbildung des Keimepithels; sie liegen immer medial von der Urniere. Bei Amphioxus liegen sie lateralwärts von den Pseudonieren; sie gehören ferner ausschliesslich der Kiemenhöhle an und sollen sogar, wie *Rolph* vermuthungsweise für die Eier ausspricht, aus Einstülpungen des Kiemensackepithels hervorgehen, also nur aus modificirten Zellen des äusseren Epithels entstehen.

Wir sehen also, dass wie bei der Niere, so auch bei den Keimdrüsen auch nicht ein einziger Punct morphologischer Identität zwischen Wirbelthieren und Amphioxus gewonnen werden kann, obgleich jene einen ganz durchgehenden, gemeinsamen Typus dieser Organe aufweisen. Selbst zur Erklärung dieses letzteren, d. h. zur Rückführung auf einen Typus der Wirbellosen ist das Organ des Amphioxus nicht zu betrachten. Wohl aber lässt sich bei den Ascidien in dieser Beziehung ein Anklang an den Amphioxus finden. Bei jenen münden die Ei- und Samenleiter in die Cloake, welche nach *Kowalevsky*'s Untersuchungen aus dem Munddarm der Larve oder Knospe ähnlich entsteht, wie die Kiemenhöhle des Amphioxus, und welche dem entsprechend, zusammen mit ihrem Peritoracalraum, der Kiemenhöhle des Lanzettfischchens verglichen werden kann. Aber auch bei diesem münden die Geschlechtsdrüsen in die Kiemenhöhle. Bei den Ascidien findet sich in der Regel nur ein Eileiter oder Samenleiter; aber es gibt auch Arten, bei welchen eine grössere Zahl (bis zu 4 oder 5) kurzer Canäle die Keimstoffe in die Cloake überführen, so z. B. bei Cynthia ampulloides nach *v. Beneden* (*Bronn* III. 1 pag. 161, Taf. XV. Fig. 6) und bei einer andern, mit paarigen Keimdrüsen versehenen Molgulide nach *L. Duthier*'s (Archives de Zoologie expérimentale etc. Taf. III. 1874 Pl. XXIV. Fig. 1. 2.) Endlich fehlt genau, wie beim Amphioxus, jede Verbindung der Keimdrüsen oder ihrer Ausführgänge mit den Organen, welche man bei den Ascidien als Nieren ansieht.

Es leidet somit keinen Zweifel, dass das Urogenitalsystem der Wirbelthiere sich weder morphologisch, noch genetisch mit den analogen Organen des Amphioxus vergleichen lässt; diese letzteren aber stimmen in 3 ganz wesentlichen Puncten mit denen der Ascidien überein.

§ 15. *Die wichtigsten Hypothesen über die Entstehung der Keimdrüsen.*

Die zoologische Forschung hat sich aus leicht begreiflichen Gründen von jeher mit Vorliebe an die Untersuchung der Entstehung der Geschlechter gewagt. Ueber die Geschichte dieser Bestrebungen findet sich das Wesentlichste in dem bekannten Buche von *Waldeyer* zusammengestellt; es genügt hier, darauf zu verweisen.

Dagegen muss ich zwei Ansichten neueren Datums eingehender besprechen, welche jede in ihrer besonderen Weise eine Lösung des Problems der Geschlechtlichkeit auf dem rein morphologischen Wege versuchen, beide aber auch, wie mir scheint, nicht dazu gelangen, aus dem einfachen Grunde, weil eine morphologische Aufklärung über einen „rein physiologischen Vorgang gar nicht gegeben werden kann.

Waldeyer nimmt bei den höheren Wirbelthieren eine *gemeinsame indifferente Urogenitalfalte* an, welche sehr früh in ihre zwei *Hauptabtheilungen*, das *Keimepithel* und das *Epithel der Wolff'schen Gänge* zerfällt. Da nun ferner das *Keimepithel* überall zur Formation *der weiblichen Keime und deren Ausführungswege* dient und das *Epithel des Wolff'schen Ganges* die *Anlage der männlichen Sexualorgane* sowie der *harnbereitenden Apparate* ist, so folgt daraus, dass die *Uranlage der einzelnen Individuen auch bei den höchsten Vertebraten eine hermaphroditische ist* (l. c. pag. 151, 152.).

Wenn man zugiebt, dass von dem, für die niederen Wirbelthiere bis hinauf zu den Reptilien jetzt nachgewiesenen Typus des Urogenitalsystem's Abweichungen principieller Art auch bei Vögeln und Säugethieren nicht vorkommen können, so ist ohne Weiteres die vollständige Haltlosigkeit einiger der wichtigsten eben angeführten Sätze *Waldeyer*'s ersichtlich. Denn es existirt nunmehr der von ihm gewollte Gegensatz zwischen *Wolff*'schem Gang und Keimepithel nicht mehr, da jener nichts mit der Bildung der Urniere zu thun hat, diese vielmehr ebenso aus dem Keimepithel hervorgeht, wie die Geschlechtsanlage selbst. Und es ist zweitens nachgewiesen worden, dass auch die samenbereitenden Theile des Hodens, die eigentlichen Hodenfollikel, aus demselben Keimepithel entstehen, aus welchem die Ovarialfollikel hervorgehen. Der *Wolff*'sche Körper, d. h. die *Leydig*'sche Drüse betheiligt sich zwar an der Ausbildung des Hodens, aber es entstehen aus ihr nur die Ausführgänge (vasa efferentia und basales Hodennetz) des Hodens. Durch diese Thatsachen wird nun allerdings nicht die Möglichkeit der Zwitterbildung in jedem Individuum in Frage gestellt; aber sie zeigen, dass die Entstehung des Hermaphroditismus nicht auf dem Festhalten eines schon vorhandenen, morphologischen

Gegensatzes beruht, — der ja nicht da ist —, sondern nur auf Vorgängen der Entwickelung, deren Ursachen zu ergründen die Morphologie sicherlich ein recht ungeeignetes Hülfsmittel ist.

Die Schwierigkeit, nach Veröffentlichung meiner vorläufigen Mittheilungen im medicinischen Centralblatt seine Anschauung von der morphologischen Zwittrigkeit aller Individuen zu retten, hat *Waldeyer* durch folgenden Satz aus dem Wege zu räumen versucht. Er sagt[1]: „In beiden Fällen" (d. h. für ihn und für mich) „ist es das Keimepithel, welches sowohl Eier, wie Samen liefert; im Keimepithel kommen sowohl beim Verfasser (mir), wie auch beim Referenten (*Waldeyer*) die *differenten Keime* zu einem *indifferenten Urzustande*, der sich zunächst dann in einen Hermaphroditismus differenzirt, wieder zusammen; nur könnte man sagen, ist die Differenz zwischen männlichen und weiblichen Theilen bei Selachiern weniger scharf ausgeprägt, als bei den höheren Vertebraten, indem auf den gemeinsamen indifferenten Zustand des Keimepithels noch ein solcher indifferenter Zustand der Geschlechtsproducte, der der *Semper*'schen Ureier folgte, während bei den höheren Wirbelthieren sofort vom Keimepithel aus die geschlechtliche Differenzirung beginnt."

In diesem Satz findet sich zunächst eine positive Unrichtigkeit. *Waldeyer* behauptet, es beginne bei höheren Wirbelthieren sofort vom Keimepithel her die geschlechtliche Differenzirung, natürlich, indem es sich nach ihm in den männlichen Theil (*Wolff*'schen Körper) und den weiblichen (das eigentliche Keimepithel) spalte. Dass aber der *Wolff*'sche Körper überhaupt irgendwo die samenbereitenden Theile — denn auf diese allein kommt es doch an — aus sich erzeuge, hat *Waldeyer* so wenig, wie irgend ein Anderer bewiesen; er hat eben nur wahrscheinlich gemacht, dass er sich an der Ausbildung des Hodens betheilige. Nun ist aber durch mich nachgewiesen, dass die, dem *Wolff*'schen Körper homologe *Leydig*'sche Drüse nur die Ausführgänge des Hodens, nicht die samenbereitenden Follikel, bildet. Es ist daher als wahrscheinlich, fast als gewiss anzunehmen, dass auch bei den Amnioten nur vasa efferentia und rete vasculosum aus dem *Wolff*'schen Körper hervorgehen; denn die morphologische Uebereinstimmung im Hoden der Plagiostomen und Amnioten ist in Bezug auf diese Theile so gross, wie ich weiter oben gezeigt habe, dass ein solcher Gegensatz in der Entstehung der secernirenden Hodenfollikel, wie ihn *Waldeyer* voraussetzt, gar nicht möglich ist. Sehr viel wahrscheinlicher dagegen ist aus früher erörterten Gründen die Annahme, dass auch bei den höchsten Wirbelthieren das Keimepithel direct die Anlagen der samenbereitenden Hodencanälchen — der Samencanälchen —

---

[1]) *Virchow und Hirsch* Jahresbericht f. 1874.

liefere, nur aber wegen Schwierigkeit des Verständnisses der Vorgänge bisher nicht erkannt worden sei.

Ich glaube also auch annehmen zu können, dass der sogenannte „zweite indifferente Zustand der Geschlechtsproducte, der *Semper*'schen Ureier" nicht blos bei Plagiostomen, sondern überhaupt bei allen Wirbelthieren vorkomme; man muss sich dabei nur nicht streng an das Wort Ureier klammern. Denn diese sind nur eine besondere Form der Keimepithelzellen, welche gar nicht typisch ist; ich habe vielmehr gezeigt, dass bei Mustelus und Squatina die Keimepithelzellen sich in Form von *Pflüger*'schen Schläuchen in das Hodenstroma einsenken und dass erst in den Vorkeimketten die Ausbildung von Ureiern erfolgt. Die Gründe, welche mich zu der Annahme bestimmen, dass ähnliche Vorgänge auch im Hoden der Säugethiere und Vögel zu finden sein werden, habe ich oben auseinandergesetzt. Hier kam es mir nur darauf an, noch einmal zu constatiren, dass die *Waldeyer*'sche Annahme von der Herkunft der Samenfollikel der höheren Wirbelthiere aus dem *Wolff*'schen Körper so wenig streng bewiesen ist, wie meine entgegengesetzte von ihrer Entstehung aus dem Keimepithel; dass aber für jene gar keine Analogiegründe anzuführen sind, für die letztere aber sehr gewichtige.

Es gilt mir somit für erwiesen, dass ein morphologischer Gegensatz zwischen weiblichen und männlichen Keimen erst dann eintritt, wenn dieselben Elemente, die Keimepithelzellen, sich in der ihnen eigenthümlichen und zwar geschlechtlich verschiedenen Weise umzubilden begonnen haben. In beiden Geschlechtern entstehen aus diesen Keimepithelzellen Follikel; aber im weiblichen Follikel liefert das umgebende und histologisch gleichwerthige Follikelepithel dem eingeschlossenen Ei die Nahrung, um später zu Grunde zu gehen; im männlichen dagegen sind es eben dieselben Follikelepithelzellen, welche die im Centrum gelegenen Zellen (die mitunter auffallend Ei-ähnlich sind) aufzehren und aus sich heraus die Zoospermen erzeugen. Diese so schroff entgegengesetzte Entwicklung der Keimepithelzellen wird ihnen nicht aufgeprägt, weil die männlichen und weiblichen Zellen schon vorher morphologisch unterscheidbar waren, sondern, obgleich sie es nicht sind; und es wird damit der ganze Vorgang der geschlechtlichen Differenzirung und der in jedem Individuum thatsächlich vorhandenen Möglichkeit der Ausbildung von Zwitterorganen in ein Gebiet verwiesen, in welches wir Morphologen nicht einzudringen vermögen.

Es steckt aber in *Waldeyer*'s früheren Aeusserungen, sowie in dem jüngsten, vorhin genau copirten Satz eine Anschauung, welche vielleicht

doch dazu bestimmt ist, wenigstens in gewisser Weise die Möglichkeit der Zwitterbildung morphologisch zu erklären. *Waldeyer* sagt einmal in seinem bekannten Werke (pag. 159) „Alle geschlechtliche Entwicklung beruht auf dem Vorhandensein zweier differenter Keime, die allerdings bei der ersten Embryonalanlage eng mit einander verbunden auftreten, so dass sie mit unseren Hülfsmitteln nicht zu trennen sind." Und in dem eben wörtlich citirten Satz neuesten Datums sagt er sich von der hierdurch ausgedrückten Anschauung nicht los, sondern erklärt ausdrücklich „die differenten Keime kämen im Keimepithel zu einem indifferenten Urzustande zusammen." Das ist nun aber, wie mir scheint, eine auf der Hand liegende petitio principii; denn obgleich er im Keimepithel einen indifferenten Zustand findet, dessen Elemente mit unseren Hülfsmitteln nicht zu trennen seien, so behauptet er doch die vorher schon vorhandene Verschiedenheit derjenigen Elemente, durch deren weitere Umbildung aus dem indifferenten Urzustand heraus erst die differenten Keimdrüsen sich entwickeln sollen. Aus diesem indifferenten Urzustand kann, wie *Waldeyer* selbst ausdrücklich zugiebt, die frühere geschlechtliche Differenz der Keimzellen nicht gefolgert werden; er hätte dies nur dadurch thun können, dass er noch früheren Entwicklungsstadien des Keimepithels selbst nachgegangen wäre und dabei gezeigt hätte, dass in der That zwei, auch morphologisch differente Arten von Embryonalzellen im Keimepithel zusammenträfen; er hätte endlich weiter zeigen sollen, wie die eine derselben später sich in die Zellen der männlichen Keimdrüse, die andere aber in die der weiblichen umwandelte. Beides hat *Waldeyer* nicht gethan; und es ist damit der Satz bewiesen, dass für *Waldeyer* die behauptete ursprünglich morphologische Zwittrigkeit jedes Individuum's nur den Werth einer willkührlich gemachten Annahme, nicht den einer durch Beobachtungen gestützten Hypothese hat.

Die so von *Waldeyer* offen gelassene Lücke versuchte nun *E. v. Beneden* in seiner viel Staub aufwirbelnden Arbeit „De la Distinction originelle du Testicule et de l'Ovaire" in umfassendster Weise auszufüllen; allerdings aber, wie ich überzeugt bin, ohne Glück.

v. Beneden hat gezeigt, dass bei Hydractinien die Eier aus dem Entoderm, die Samenkörperchen aus dem Ectoderm entstehen und dass bei männlichen, wie weiblichen Knospen Rudimente der Keimdrüsen des andern Geschlechts vorkommen. Seine Beobachtungen, die ich gerne als Thatsachen annehme, verallgemeinert er nun ohne Weiteres und er überträgt sie nicht blos auf alle Coelenteraten, sondern auf alle übrigen Wirbellosen, ja selbst auf die Wirbelthiere. Diese hypothetische Verallgemeinerung aber besteht, selbst für die Coelenteraten, nicht zu Recht; denn

sie widerspricht einmal in entschiedenster Weise allen bisher bekannten Beobachtungen und sie versucht zweitens ebensowenig, die letzteren ihrer Bedeutung zu berauben. *v. Beneden* führt selbst (l. c. pag. 8—13) die verschiedenen Angaben über die Entstehung der Geschlechtsproducte bei den verschiedensten Coelenteraten an, welche seiner Ansicht widersprechen, ohne auch nur den Versuch zu machen, eine einzige derselben als falsch zu erweisen. Ich meinerseits habe keinen Grund, die Untersuchungen von *Claus*, *Kleinenberg*, *Schulze*, *Kölliker*, *Huxley*, *Allman* etc. als weniger zuverlässig anzusehen, als die von *v. Beneden*; und aus allen diesen scheint mir nur zu folgen, dass bei den Coelenteraten die Zellschicht, aus welcher die Keimzellen hervorgehen, eine durchaus unbestimmte ist, gerade so, wie auch die Knospung bei ihnen nicht nur an bestimmten Stellen des Körpers, sondern überall vor sich gehen kann. Auch scheinen mir gerade die Beobachtungen an Hydractinien und bei Coelenteraten und Spongien am Wenigsten geeignet, diese Frage zur Entscheidung zu bringen, weil bei ihnen der scharfe Gegensatz der Keimblätter, wie er bei den dreischichtigen Thieren vorkommt, noch nicht ausgeprägt ist.

Aber selbst angenommen, *v. Beneden* allein unter Allen habe für die Coelenteraten Recht, — was ich indessen nicht glaube —, so würde seine Anschauung eben nur für diese Thiergruppe Geltung beanspruchen können. Denn selbst das Wenige, was wir bis jetzt über die Entstehung der Keimstoffe bei Insecten (Polzellen), Lungenschnecken, Würmern, Echinodermen etc. wissen, zeigt, dass in der That ein solcher Gegensatz in der Herkunft der beiderlei Zeugungsproducte gar nicht bewiesen werden kann. Ich selbst habe vor langen Jahren in meiner Doctordissertation gezeigt, dass bei den zwittrigen Lungenschnecken die Zwitterfollikel ursprünglich ein einschichtiges Epithel haben und dass aus den durchaus gleichen Zellen desselben durch verschiedene Umbildungsweise Eier, wie Zoospermen entstehen. Genau das Gleiche findet bei den zwittrigen Synaptiden statt. Bei den meisten Anneliden ist es das Leibeshöhlenepithel der Dissepimente, welches bei Männchen, wie Weibchen gleichmässig die frei in der Leibeshöhle flottirenden Samenbildungszellen und Eier erzeugt; bei den Insekten ist die Anlage der männlichen und weiblichen Keimdrüsen eine durchaus gleiche und die Polzellen zeigen nicht die leisesten Unterschiede je nach dem Geschlecht. Alle diese und noch viele andre Thatsachen müssten erst erklärt werden, ehe die neue *v. Beneden*'sche Auffassung Anspruch auf Geltung erheben könnte; und die für sie günstige Erklärung könnte bei den oben genannten Zwitterthieren, über welche positive Beobachtungen vorliegen, nicht durch die etwaige Bemerkung gegeben werden, die letzteren seien wahrscheinlich unrichtig, sondern nur durch den Nachweis, dass da

einschichtige Epithel der Zwitterdrüse einer jungen Helix oder einer Synapta entstanden sei durch Vereinigung zweier verschiedener Zellarten, deren eine dem Ectoderm entstammte. Es gehörte ferner der weitere Nachweis dazu, dass nun wirklich, wie es die *v. Beneden*'sche Hypothese verlangt, die vom Entoderm her eingewanderten Zellen nur die Eier, die des Ectoderm's dagegen ausschliesslich die Samenbildungszellen lieferten — ein Nachweis, den ich nach eigener Erfahrung als ebenso unmöglich bezeichnen muss, wie *Waldeyer* selbst zugiebt, dass bei den Wirbelthieren die, als verschieden angenommenen Keime im indifferenten Keimepithel mit unseren Hülfsmitteln gar nicht als wirklich verschieden nachzuweisen seien.

Uebrigens hat *v. Beneden* den ursprünglich morphologisch verschiedenartigen Ursprung der beiderlei Keimstoffe für die meisten Thiere nur als wahrscheinlich hingestellt; es sind, abgesehen von den Coelenteraten, ausschliesslich die Wirbelthiere, für welche er glaubt, jetzt schon durch die vorliegenden Beobachtungen den Beweis der Richtigkeit seiner Hypothese liefern zu können. Aber grade in dieser Beziehung hat die jetzt beendete Untersuchung den Beweis gebracht, dass die alte Anschauung von der ursprünglichen Identität beider Keimstoffe doch die richtige war; denn es entsteht der samenbereitende Theil des Hodens genau aus demselben Keimepithel, aus welchem die Eifollikel hervorgehen, und selbst der *Wolff*'sche Körper, dessen Genitaltheil sich an der Bildung des Hodens betheiligt, entsteht nicht, wie *v. Beneden* dogmatisch auf Grund ganz ungenügender und von ihren Autoren theilweise selbst zurückgenommener Angaben annimmt, durch den *Wolff*'schen Gang aus dem Ectoderm, sondern, wie ich zuerst für die Plagiostomen, *Götte* für die Amphibien und *Braun* für die Reptilien nachgewiesen haben, aus dem gleichen Keimepithel durch Bildung der Segmentalorgane. Von einer ursprünglich morphologischen Zwittrigkeit der Wirbelthiere kann hiernach nicht mehr die Rede sein, und es beruht die Ausbildung derselben ausschliesslich auf der physiologischen Möglichkeit der verschiedenen Umbildung der ursprünglich in beiden Geschlechtern ganz gleichartigen Keimanlage.

Buchstabenerklärung.

a.	Ampullen des Hodens.
b.	Basis des Hodens.
c.	Centralcanal des Hodennetzes.
c. m.	Malpighi'sche Körperchen.
c. r.	Harnleiter und segmentale Harngänge der einzelnen Segmentalknäuel.
ep.	Epigonales Organ.
g.	indifferente Ureierfalte; *gg.* Genitalfalte.
h.	Leberlappen.
int.	Enddarm.
l, lg.	Leydig'sche Drüse und Leydig'scher Gang. (ausgenommen Taf. VIII Fig. 15)
ms.	Mesenterium.
mso.	Mesovarium.
msr.	Mesorectum.
mst.	Mesorchium.
oe.	Schlund.
ov.	Ovarium.
ov. d.	Eileiter.
oz.	Ovarialzone.
p.	Penispapille.
p. g.	Genitalpapille.
p. r.	Harnleiterpapille.
pro.	Vorkeimfalte des Hodens.
proz.	Ureierzone der indifferenten Genitalfalte.
pur.	Urogenitalpapille des Männchens.
r.	Niere.
r'.	Nebenniere.
r. v.	Rete vasculosum Halleri.
s. g.	Segmentalgang.
s. gl.	Leydig'sches Knäuel oder Segmentaldrüse.
s. v. e.	vasa efferentia des Hodens.
s. tr.	Segmentaltrichter.
t.	Hoden.
tr. f.	Segmentaltrichterfurche.
tr. p.	Segmentaltrichterplatte.
tu.	Tube und Tubentrichter.
u.	Urnierengang.
ut. m.	Uterus masculinus.
v. d.	vas deferens.
v. e.	vas efferens.
v. s.	Samenblase.

Tafelerklärung.

Tafel IV.

Fig. 1. Segmentaltrichter einer männlichen Squatina von $3^1/_2$ Fuss Länge in halber natürlicher Grösse.

t rechter Hoden zur Seite gelegt, um die Aussenfläche des Mesorchium's zu zeigen; auf diesem 10 Trichter sichtbar; dahinter weit ab von der Wurzel des Mesenterium's noch 14. *ms* — Mesenterium (abgeschnitten); *msr* — Mesorectum; *mst*' Mesorchium des linken verdeckten Hodens.

Fig. 2. Urogenitalsystem eines männlichen Acanthias vulgaris in halber natürlicher Grösse.

t Hoden; *tu* männliche Tubenöffnung an der Vorderfläche der Leber *h*; *oe* Schlund, quer durchschnitten; *str* Segmentaltrichter, nach hinten an Grösse zunehmend; *l. g.* Leydig'scher Gang (vas deferens); *ms* Mesenterium; *msr* Mesorectum. Die Mesorchien sind sehr kurz.

Fig. 3. Pristiurus melanostomus ♀ — Trichterplatte *tr. p.* mit dem Segmentalgang in Verbindung stehend.

Fig. 4. „ „ — Trichterplatte *tr. p.* vom Segmentalgang *s. g.* abgelöst, vom vorderen Theile des Mesovarium's. Vergröss. $^{72}/_1$.

Fig. 5. Spinax niger ♀ — 2 Trichter mit stark gelappten Rändern vom hintern Theil der Leibeshöhle. Vergröss. $^{24}/_1$.

Fig. 6. Trichter von Hexanchus griseus ♀. — Der Eingang in den nicht sichtbaren Segmentalgang befindet sich hier unter der scharfen Kante, welche den gefurchten Trichtergrund rechts begränzt; links die bis an den Mastdarm sich herabziehende Genitalfalte *g. f.* Vergröss. $^2/_1$.

Fig. 7. 2 Trichter von Centrophorus granulosus ♂. Vergröss. $^{18}/_1$.

Fig. 8. Trichter von Spinax niger ♀ — vom Mesovarium. Vergröss. $^{14}/_1$.

Fig. 9—12. Trichter von Acanthias vulgaris von verschiedenen Körperstellen; Vergröss. $^{14}/_1$.

Fig. 13. Scymnus lichia ♀. Segmentaltrichter in $^4/_5$ der natürlichen Grösse. Die Trichter sind vorn glattrandig, hinten stark gewulstet; der Eingang in den Segmentalgang und der Anfang des letzteren sind durch eine Borste bezeichnet; am letzten Trichter war dies Loch nicht aufzufinden. Der 4—6. Trichter von vorn sind unvollständig.

Tafel V.

Fig. 1. Scyllium canicula ♀. Vom Vorderende der Leydig'schen Drüse. *s. gl.* 3 Leydig'sche Knäuel; *l* der Leydig'sche Gang; *s. g.* 3 rudimentäre Segmentalgänge, gegen die Leydig'schen Knäuel wie gegen die Genitalfalte blind geschlossen. Vergröss. 18fach.

Fig. 2. Squatina vulgaris ♂. Linker Hode und Anfang des Nebenhodens und vas deferens. Natürliche Grösse. *t* Hode (die tunica albuginea ist abpräparirt und nach links übergeschlagen); *r. v.* rete vasculosum, nur mit 6 Segmentalgängen in Verbindung stehend, welche die vasa efferentia geworden sind; *s. v. e.* vasa efferentia; *s. g* die noch mit Trichtern (*s. tr.*)

auf dem Mesorchium versehenen Segmentalgänge; *s. g'* der gegen den Hoden blind endigende Segmentalgang; *c. e.* Kopf des Nebenhodens (zum Theil); *l.* Leydig'sche Drüse = Nebenhoden; *v. d.* vas defferens, vom Nebenhoden zum Theil abpräparirt und vom Kopf des Nebenhodens abgeschnitten; *c. m.* Blasen, an welche die vasa efferentia herantreten und welche wahrscheinlich hier, wie sonst immer, Malpighi'sche Körperchen sind; *f.* durchschnittenes Harnsamengefäss aus dem Nebenhoden, welches sich an das vas deferens ansetzte.

Fig. 3. Scymnus lichia ♂. Halbe natürliche Grösse. Hode, Nebenhode und vas deferens. *r'* die am Sympathicus liegenden Nebennierenknoten; *pr.o.* Vorkeimfalte des Hodens; *t* Hoden; *mst* Mesorchium; *sg* Segmentalgänge des Mesorchiums; *s. v. c* die vorderen deutlich sichtbaren vasa efferentia, deren hintere erst nach Präparation erkannt werden; *v. d.* vas deferens *l.* Leydig'sche Drüse (Nebenhodentheil).

Fig. 4. Chiloscyllium plagiosum ♀. 25fache Vergrösserung. Vorderende der Leydig'schen Drüse mit 7 ganz isolirten Leydig'schen Knäueln, 3 isolirten (*sg*) und einem schon durch ein Malpighi'sches Körperchen (*c. m.*) mit dem Knäuel verbundenen Segmentalgang (*s. g'*). Die Harncanälchen der Knäuel wurden nicht in die allgemeine Contur desselben eingezeichnet. Nach der Camera gezeichnet.

Fig. 5. Acanthias vulgaris. Geschichtetes Wimperepithel des Segmentaltrichters eines erwachsenen Thieres. Vergrösserung 330fach. Camera.

Fig. 6. Galeus canis ♂, halb erwachsen. Geisselepithel aus dem Centralcanal des Hodens. Vergröss. 330fach. Camera.

Fig. 7. Acanthias vulgaris. Geschichtetes Geisselepithel des Segmentaltrichters eines erwachsenen Thieres. Vergröss. 330fach. Camera.

Fig. 8—11. Acanthias vulgaris.

Fig. 8. Ein obliterirter Segmentaltrichter aus dem Mesovarium eines erwachsenen Thieres. Vergröss. 24fach. Camera.

Fig. 9, 10. Segmentalgänge aus dem Mesovarium des erwachsenen Thieres mit seitlichen Sprossen. Vergröss. 24fach. Camera.

Tafel VI.

Fig. 1. Scyllium canicula ♂. Urogenitalsystem eines erwachsenen aber nicht brünstigen Thieres in halber natürlicher Grösse. *t* rechter Hoden zur Seite geschlagen; *pr.o* Vorkeimfalte des Hodens; *oe.* Schlund; *v. e.* einfaches vas efferens; *v. d.* Anfangstheil des vas deferens (sogenannter Kopf des Nebenhodens); *s.gl.* Leydig'sche Knäuel; *l.* letztes Knäuel der Leidig'schen Drüse; *r.* segmentale Niere; *v. s.* Samenblase; *ut. m.* uterus masculinus; *c. r* Harnleiter; *p* Penispapille.

Fig. 2. Prionodon glaucus ♂, junges Thier. Unteres Ende des Urogenitalsystems. *ep.* epigonales Organ, geht bis an die Cloake; *m s r.* Mesorectum. Die übrige Bezeichnung wie in Fig. 1. Der rechte Uterus masculinus ist aufgeschnitten, um die beiden Urogenitalöffnungen zu zeigen; die Penishöhle ist auch geöffnet und eine Nadel durch die Penispapille geführt. Natürliche Grösse.

Fig. 3. Scyllium canicula ♀, erwachsenes Thier. *r* Niere; *r'* Nebennieren; *l.* rudimentäre Leydig'sche Drüse; *ov. d.* Eileiter; *int.* Enddarm abgeschnitten;

mso Mesovarium; *ax.* sogenanntes Axillarherz, ist nur die vorderste mehreren Segmenten entsprechende grosse erste Nebenniere. Natürliche Grösse.

Fig. 4. Centrophorus granulosus ♂, jung. Natürliche Grösse. *tu'* männliche Tubenöffnung. *ov. d'* männlicher Eileiter, endigt bei *a* in einer Cyste, die nur 1,5 ctm. weit vom Vorderende des gewundenen Samenleiters entfernt ist; *v. d.* Windungen der vas deferens hier schon das Vorderende der Leydig'schen Drüse ganz bedeckend; *v. s.* Samenblase; *l.* hinterer Abschnitt der Leydig'schen Drüse; *t.* Hoden; *pr.o.* Vorkeimfalte desselben.

Fig. 5. Scymnus lichia ♀. Vorderende der Leydig'schen Drüse. Natürliche Grösse. *l.* Lappen der Leydig'schen Drüse; *l. g.* Leydig'scher Gang; *l'.* vorderes eigenthümlich metamorphosirtes Ende. Es besteht aus einem hinteren compacten (*a*) und einem vorderen (*b*) in 6 Lappen zerfallenen Abschnitt, der zur Seite gerückt ist; beide stehen durch zahlreiche (*c*) bald gewundene bald ganz gestreckte Harncanälchen miteinander in Verbindung.

Fig. 6. Chiloscyllium plagiosum ♀. Stück eines Leydig'schen Knäuels vom Vorderende der Leydig'schen Drüse; *c. m.* ein Malpighi'sches Körperchen von dem aus 2 Harncanäle abtreten; *a* endigt bei *a'* stumpf angeschwollen, blind; *b* schlängelt sich stark und giebt bei *b'* einen kurzen Seitenast zu einem terminal aufsitzenden Malpighischen Körperchen *c. m'.* ab, dem aber das Blutgefässknäuel fehlt. In *a* ist eine Andeutung eines früher bestandenen Gefäss-Knäuels bei *x* zu sehen. Vergr. 200 fach.

Fig. 7. Chilloscyllium plagiosum ♀. Reitendes Malpighi'sches Körperchen aus dem 7. Knäuel der Leydig'schen Drüse von vorn gerechnet; *a.* ist der eigentliche Harncanal, *s.g.* der primäre Segmentalgang, dessen Trichterende hier obliterirt ist. Vergleiche Taf. II Fig. 4. Vergröss. 200fach.

Tafel VII.

Fig. 1. *Mustelus vulgaris* ♂; halbe natürliche Grösse. *tu'.* männliche Tube; *t.* Hoden *rv.* rete vasculosum (Mesorchialnetz); *lg.* Leydig'scher Gang (sogen. Kopf des Nebenhodens); *l,* Leydig'sche Drüse; *v. d.* vas deferens; *v. s.* Samenblase; *r.* Niere; *p. g.* Papille des Samenleiters; *p. r* Harnpapille; *ut. m* uterus masculinus; *p.* Penispapille (aufgeschnitten, um die Verbindung der 3 Canäle zu zeigen).

Fig. 2. *Centrophorus granulosus* ♂; natürliche Grösse. *ut. m.* uterus masculinus; *p. ur.* Urogenitalpapille mit der einfachen Urogenitalöffnung; *p.* Penispapille; *p'* Penishöhle sehr kurz; *s. tr.* die hintersten Segmentaltrichter; *msr.* Mesorectum.

Fig. 3. *Torpedo oculata* ♂, jung. Vorderende der Niere in doppelter natürlicher Grösse. *s. gl.* Knäuel der Leydig'schen Drüse; *l.* Leydig'scher Gang oder vas deferens; *r.* Niere; *v. s.* unterer Abschnitt des Leydig'schen Ganges oder Samenblase.

Fig. 4. *Scyllium canicula* ♀. Niere der linken Seite in natürlicher Grösse. *s. gl.* Leydig'sche Drüse (hinterer Theil); *l.* Leydig'scher Gang, *l'.* Anschwellung des letzteren oder Harnblase (morphologisch der Samenblase des Männchens entsprechend); *r.* Niere; *c. r.* Harnleiter; *p. r.* Harnpapille.

Fig. 5. Torpedo marmorata ♀. Niere in natürlicher Grösse. Bezeichnung wie in Fig. 4.

Fig. 6. Pristiurus melanostomus ♂. Unterer Abschnitt des Urogenitalsystems vor der Geschlechtsreife in natürlicher Grösse. Bezeichnung wie Fig. 1.

Fig. 7. Pristiurus melanostomus ♀. Der zur Begattungszeit stark angeschwollene Harnleiter; Bezeichnung wie in Fig. 4. Natürliche Grösse.

Fig. 8. Scyllium canicula ♂. Natürliche Grösse, begattungsreifes Thier. Bezeichnung wie in Fig. 4; die durch Vereinigung der Canäle rechts entstandene Höhle aufgeschnitten, um die Oeffnungen der Harnleiter und des Leydig'schen Ganges zu zeigen. Fig. 9. dasselbe wie in Fig. 8 etwas vergrössert. *v. s'.* Mündung der Samenblase, im Bogen um diese herum die 4 Oeffnungen der Harnleiter *c. r'.* Durch die Oeffnung des Penis ist eine Nadel links in die ungeöffnete Hälfte der Penishöhle gesteckt.

Fig. 10. Pristiurus melanostomus ♂. Unterer Abschnitt des Urogenitalstystems; zu Fig. 6 gehörig, um die männliche Oeffnung und die des Harnleiters zu zeigen.

Fig. 11. Spinax niger ♀; schwach vergrössert. Unterer Abschnitt des Urogenitalsystems. Bezeichnung wie in Fig. 6; der Leidig'sche Gang und Harnleiter setzen sich an eine wohl als Harnblase (*ves.*) fungirende grosse Blase an, welche weit in die Cloake vorspringt und hier eine lange Harnpapille hervorbringt.

Tafel VIII.

Fig. 1. Hexanchus griseus ♀. Rechter Eierstock und Mesovarium. *o. z.* Ovarialzone *t. z.* Zone der rudimentären Hoden; *u.* Stück des Eileiters; *mso.* Mesovarium. Halbe natürliche Grösse.

Fig. 2. Durchschnitt durch Ovarium und Hodenzone von Hexanchus ♀. Natürliche Grösse. *oz.* Ovarialzone; *t.* rudimentärer Hodenknollen; *a. g.* äussere Genitalfaltenfläche; *i. g.* innere Genitalfaltenfläche; *v.* bindegewebige Gefässe enthaltende Züge zwischen den grossen Lymphräumen des Ovarialstroma's.

Fig. 3. Durchschnitt durch einen Hodenknollen der Ovarialfalte von Hexanchus ♀, 2mal vergrössert. *a. g.* äussere, *i. g.* innere Genitalfaltenlamelle; *r'. v'.* rete vasculosum der Innenfläche des Hodenknollens; *o. z.* Anfangstheil der Ovarialzone; *s. t.* aus Ampullen zusammengesetztes Stroma; *x.* Stelle der äusseren albuginea, in welche hinein die Ampullen als Schläuche fortwachsen.

Fig. 4. Cysten und Canäle aus dem rete vasculosum der Hodenknollenbasis; in einigen derselben rundliche Concretionen. Vergröss. $^{72}/_{1}$.

Fig. 5. Wimperepithel aus einer Cyste ebendaher. Vergröss. $^{330}/_{1}$.

Fig. 6. Kleiner Canal mit Wimperepithel, ebendaher. Vergröss. $^{330}/_{1}$.

Fig. 7. Canal der sich theilt und an einem kurzen Aste eine mit zahlreichen Concretionen angefüllte Cyste trägt. Vergröss. $^{200}/_{1}$.

Fig. 8. Mehrere durch eine Cyste mit einander in Verbindung stehende Canäle aus dem rete vasculosum an der Innenfläche des Hodenknollens. Vergröss $^{200}/_{1}$.

Fig 9. Wimpercanäle aus der Mitte des Mesovarium's von Hexanchus griseus ♀, ziemlich dicht am Innenrande der Niere, vermuthlich ein schon metamorphosirter Segmentalgang. Vergröss. $^{72}/_{1}$.

Fig. 10—13. Rudimentäre Eierstocksfalte von Galeus canis ♀; Querschnitte Fig. 10—12 bei 72facher Vergrösserung; *a.* freie Bauchkante, *b.* Mesovarium, *c.* Einstülpungen des Keimepithels der äusseren Fläche, theilweise mit deutlichen Eiern in ihren Follikeln.
Fig. 13 ein solcher Eifollikel stärker vergrössert. $^{330}/_{1}$.

Fig. 14. Durchschnitt durch das epigonale Organ von Galeus canis; *ms.* Mesenterium, welches durch das epigonale Organ unterbrochen ist.

Fig. 15. Durchschnitt durch den Eierstock von Galeus canis ♀; *ms.* das durch die Genitalfalte unterbrochene Mesenterium; *g.* die rechte ausgebildete, *g'.* die linke rudimentäre Eierstocksfalte; *oz.* die Ovarialzone des eigentlichen Eierstocks; *pr. o.* die Ureierfalte des ausgebildeten linken Ovariums; *l.* grosses Gefäss.

Tafel IX.

Fig. 1. Hexanchus griseus, Trauben von Primitivampullen aus den Hodenknollen; *a.* ein Samengang, der an eine solche herantritt. Vergröss. $^{72}/_{1}$.

Fig. 2. Pristiurus melanostomus ♀ in Brunst. Natürliche Grösse. *a.* Eierstock (nur rechts entwickelt) flach an der lateralen Fläche, stark connex an der medialen; auf der Eierstockszone theils kleine Tuberkel (Eifollikel), theils Gruben (corpora lutea); *b.* in einzelne Lappen aufgelöstes epigonales Organ, *c.* Blindsack des Enddarms, *d.* Harnleiter und Leydig'scher Gang (vergl. Taf. VII Fig. 6); *e.* Eileiter, *f.* Eileiterdrüse.

Fig. 3. Galeus canis ♀. Halbe natürliche Grösse. *a.* die unregelmässig schräg gefurchte Eierstockszone, in deren Furchen erst die Follikel liegen; *b* epigonales Organ der rechten Seite, geht continuirlich über in das Stroma der Genitalfalte *b*, welche an ihrer Aussenfläche die Eierstockszone trägt; *c.* linkes epigonales Organ, geht vorn in eine ziemlich niedrige Lamelle über, welche den rudimentären Eierstock trägt (s. Taf. VIII Fig. 10--13) *d.* Schlund; *e.* gewulstete Fläche der Niere.

Fig. 4. Durchschnitt durch den Eierstock eines Acanthias vulgaris, vor der Brunst *a a.* die Eierstockszone an der lateralen Fläche. Vergröss. $^{6}/_{1}$.

Fig. 5. Raja clavata ♀. Vorderstes Ende der Urniere; die 5 Segmentalorgane sitzen in Form von kurzen Blindschläuchen am Leydig'schen Gang. Vergrösserung $^{24}/_{1}$.

Fig. 6. Galeus canis ♀. Rudimentärer Segmentalgang, zu einer Cyste umgebildet in der Basis des Ovariums. Vergröss. $^{120}/_{1}$.

Fig. 7. Raja clavata ♀. Ovarialfalte. *a.* Eierstockszone, *b.* hinterer Theil des Ovarialstroma's (Epigonaltheil); *c.* Basis der Eierstocksfalte. Natürliche Grösse.

Fig. 8. Mustelus vulgaris ♂. Randcanal der Niere und vasa efferentia. *om* 1—4 die 4 Malpighi'schen Körperchen in der Niere; *sg* 1—2 die 2 constatirten zu vasa efferentia umgebildeten Segmentalgänge, die durch den Nierenrandcanal (*r. d. c.*) in Verbindung stehen; *l.* Leydig'scher Gang. Vergr. $^{7}/_{1}$

Fig. 9. Hexanchus griseus ♀. Aeltere Ampulle des rudimentären Hodenknollens; *a.* die ovalen und rundlichen Kerne, *b.* die schmalen Kerne. Vergröss. $^{330}/_{1}$

Fig. 10. Mustelus vulgaris, zu Fig. 8 gehörig; die beiden vordersten Malpighi'schen Körperchen in ihrer Verbindung mit dem ersten vas efferens stärker vergrössert; Bezeichnung wie in Fig. 8. Vergröss. $^{28}/_{1}$.

Fig. 11. Hexanchus griseus ♀. Jüngere Ampulle des rudimentären Hodenknollens, *a.* die ovalen Kerne, *b.* die schmalen Kerne, *c.* die runden Körnchenkerne. Vergr. $^{330}/_{1}$.

Fig. 12. Hexanchus griseus ♀. Stück der Vorkeimfalte eines rudimentären Hodenknollens. *a.* die weiten Vorkeimschläuche, welche noch in die Ampullentrauben allmälig übergehen; *b.* die letzten blinden Enden derselben, welche in das kernfaserige Stroma der Vorkeimfalte (vergl. Taf. VIII Fig. 3) hineinwachsen, bald senkrecht gegen die Faserrichtung, bald ihr parallel. Links sind die Kernfaserzüge weggelassen, um die Vorkeimschläuche deutlicher hervortreten zu lassen. Vergröss. $^{120}/_{1}$.

Tafel X.

Fig. 1. Stück aus der Rindenschicht des Hodens von Scymnus lichia. *a.* Ampullen eben nach der Entleerung der Samenbüschel, nach aussen hin kleiner werdend; *b.* noch kleinere Ampullen, die schon theilweise in Verödung begriffen sind; c. ein Samencanal. Vergröss. 120fach.

Fig. 2. Querschnitt durch den Hoden von Scymnus lichia. *a.* Rindenschicht, (Corpus Highmori) welche das rete vasculosum und die verödeten Ampullen enthält; *b.* Kern des Hodens, mit ganz reifen Ampullen gegen *a*, ganz jungen gegen *c* hin; *c* die ganz äusserliche Vorkeimfalte. Natürl. Grösse.

Fig. 3. Längsschnitt durch den zweiten Hoden desselben Thieres. *a.* die in 10 nicht ganz gleichmässig stehenden Zügen in den Kern des Hodens vorspringenden septa testis; *b.* der Kern des Hodens; *c.* das Mesorchium. Natürliche Grösse.

Fig. 4. Acanthias vulgaris. Eine in Entleerung ihrer Samenbüschel begriffene reife Ampulle. *a.* Kerne der Deckzellen. Vergröss. 200fach.

Fig. 5. Scyllium canicula. Deckzelle aus einer fast reifen Ampulle mit ihrem Samenbüschel in centraler Lage. Vergröss. 330fach.

Fig. 6. Scyllium canicula. Deckzelle einer ganz reifen Ampulle mit dem zur Seite geschobenen Samenbüschel; *x.* der glänzende, ovale seitliche Körper Vergröss. 330fach.

Fig. 7. Scyllium canicula. Segment einer fast reifen Ampulle, Fig. 5 entsprechend. Vergröss. 200fach.

Fig. 8. Scyllium canicula. Segment einer ganz reifen Ampulle, Fig. 6 entsprechend. Vergröss. 200fach.

Fig. 9. Scyllium canicula. Epithel einer fast reifen Ampulle, Fig. 5 entsprechend. Der Kern durch die Zoospermenköpfe unsichtbar gemacht. Vergrösserung 330fach.

Fig. 10. Scyllium canicula. Epithel einer etwas reiferen Ampulle, Fig. 6 nicht ganz entsprechend; die Kerne sind neben dem kleiner gewordenen Kopfende der Zoospermen sichtbar. Vergröss. 330fach.

Fig. 11. Squatina vulgaris. Eine fast völlig verödete Hodenampulle mit 4 Kernen. Vergröss. 330fach.

Fig. 12. Squatina. 3 in Verödung begriffene Ampullen noch auf ihren auch schon veränderten Stielen. *a.* die schwach entwickelte glänzende Rindensubstanz. Vergröss. 200fach.

Fig. 13. Squatina. Ein verödetes Stück eines Samenganges, durch die zahlreichen im Innern liegenden Kerne bezeichnet. Vergröss. 330fach.

Fig. 14. Squatina. Ein in Verödung begriffener Samengang, dessen Zellen noch epithelartig um das kleine Lumen herumliegen, die hyaline Rindenschicht nur erst schwach entwickelt. Vergröss. 330fach.

Fig. 15. Squatina. Ein halb verödeter Hodenfollikel. Vergröss. 330fach.

Fig. 16. Squatina. Eine eben erst in Verödung gerathene Ampulle; die glänzende Randschicht unregelmässig in das Lumen vorspringend. Vergröss. 300fach.

Fig. 17. Stück aus der Randzone des Hodens von Squatina vulgaris; die in ziemlich weit vorgeschrittenen Stadien der Verödung begriffenen Ampullen nur durch eine dünne Schicht von Stromazellen getrennt. Vergröss. 200fach.

Fig. 18. Squatina vulgaris. Hode in halber natürlicher Grösse. *pr. o.* Vorkeimfalte *a.* vorderes angeschwollenes Ende.

Fig. 19. Squatina. Durchschnitt durch die Mitte desselben Hodens; *pr. o.* die halb eingesenkte Vorkeimfalte; *b.* die Kernschicht neuer Ampullen; *c.* die Rindenschicht — corpus Highmori — mit zahlreichen Lymphräumen; *mst.* Mesorchium. Natürliche Grösse.

Fig. 20. Squatina; Durchschnitt durch den Vordertheil desselben Hodens; *pr. o.* die ganz eingesenkte langgestreckte Vorkeimfalte; *b*, *c* und *mst* wie in Fig. 19.

Fig. 21. Scymnus lichia. Stück einer alten Hodenampulle, deren Samenbüschel schon frei geworden sind; *a.* die conischen Deckzellen; *b.* ihre Kerne; *c.* Kerne des umgebenden Stroma's. Vergröss. 330fach.

Fig. 22. Scymnus lichia. Pseudozellen (ganz verödete Ampullen) der äussersten Lage der Rindenschicht. Vergröss. 330fach.

Fig. 23. Scymnus lichia. Pseudozellen ebendaher theilweise mit gelblichen Concretionen, mit 1 – 3 Kernen und dünner glänzender Rindensubstanz. Vergröss. 330fach.

Fig. 24. Scymnus lichia. 3 reife Ampullen und zwei, die in Folge der Entleerung schon kleiner geworden sind; innere Gränze des corpus Highmori. Vergröss. 120fach.

Fig. 25. Scymnus lichia. Stück einer leeren Ampulle eben vor Beginn der Verödung; zu Fig. 24 gehörig. Vergröss. 330fach.

Fig. 26. Scymnus lichia. Geisselzellen der Samengangblasen aus dem rete vasculosum. Vergröss. 330fach.

Tafel XI.

Fig. 1. Prionodon glaucus ♂. Durchschnitt durch die Hodenfalte, 4 ctm. vom vordern Ende entfernt. *pr. o.* Vorkeimfalte, fast ganz eingesenkt. *c.* Centralcanal des Rete vasculosum. Vergröss. 12fach.

Fig. 2. Prionodon glaucus ♂. Durchschnitt durch die Hodenfalte, 8 ctm. vom Vorderende entfernt. *pr. o.* Vorkeimfalte, fast ganz an der Spitze. *c.* Centralcanal des rete vasculosum. Vergröss. 12fach.

Fig. 3. Prionodon glaucus ♂. Hoden und Genitalfalte in natürlicher Grösse, *pr. o.* Ureierfalte, geht bei *x* auf die freie Kante der Genitalfalte über, sie läuft halb eingesenkt noch mit nach hinten, bis zu der mit *y* bezeichneten Stelle; *ep.* epigonales Organ, geht bis zum After.

Fig. 4. Hode von Chimaera monstrosa, Aussenfläche. *tu'* männliche Tube; *u.* Müller'scher Gang (primärer Urnierengang); *pr. o.* Vorkeimfalte; *l.* Leydig'sche Drüse (Vorderende).

Fig. 5. Squatina vulgaris ♂ jung. Durchschnitt durch die Hodenfalte, am Hinter-

ende; *pr. o.* Vorkeimfalte (hier ganz äusserlich); *c* Centralcanal des rete vasculosum; *b.* Basis des Hodens. Vergröss. 8fach.

Fig. 6. Squatina vulgaris ♂. Durchschnitt durch die Hodenfalte, am Vorderende; Bezeichnung wie in Fig. 5. Vergröss. 8fach.

Fig. 7. Oxyrhina glauca ♂. Hodendurchschnitt in natürlicher Grösse. Bezeichnung wie in Fig. 5 und 6.

Fig. 8. Oxyrhina glauca ♂. Vorkeimfalte stärker vergrössert. 35fach. *pr. o.* die von kreisförmig gestellten Bindegewebsfasern und Zellen umgebene Vorkeimfalte mit ihren Vorkeimgruppen; *a.* Ampullengruppen der ersten Zone, radial auf die Vorkeimfalte zustehend, mit ihren Samencanälchen.

Fig. 9. Oxyrhina glauca ♂. Eine ziemlich weit von der Vorkeimfalte abliegende Primitivampulle; *a.* die schmalkernigen Epithelzellen; *b.* die rundkernigen Vorkeime, hier ein inneres Epithel bildend; c. Ausführungsgang mit schmalkernigen Zellen; *d.* sternförmiger Schleimpropf im Lumen der Ampulle. Vergröss. 330 fach.

Fig. 10. Oxyrhina glauca ♂. Eine fast ebenso alte Primitivampulle mit 11 Ureiern im innern Epithel und *d* ein Kern in dem centralen Schleimpropf; sonst die Bezeichnung wie in Fig. 9. Vergröss. 330 fach.

Fig. 11. Oxyrhina glauca ♂. Vorkeimfalte, ganz eingesenkt, etwa 1,5 ctm. hinter dem Ende des eigentlichen Hodens. c. Centralcanal, von diesem aus treten Canäle zur Vorkeimfalte *g.* Vergröss. 10fach.

Fig. 12. Oxyrhina glauca ♂. Primitivampulle, der Vorkeimfalte etwas näher liegend, als Fig. 9 und 10; die schmalkernigen Zellen sind noch nicht epithelartig geordnet; die innere Höhlung begränzt von 6 Ureiern. Vergröss. 330 fach.

Fig. 13. Oxyrhina glauca ♂. Primitivfollikel mit 1—3 Ureiern, Bezeichnung wie vorhin; liegen hart an der Vorkeimfalte; der kleinste noch ganz ohne centrale Höhlung. Vergröss. 330 fach.

Fig. 14. Scyllium canicula ♂. Segment einer Hodenampulle, in welcher 2 Stadien in der Umbildung der Spermatoblastkerne combinirt sind (was freilich nie vorkommt). *a.* 3 Deckzellen mit halbmondförmigen oder unregelmässig gestalteten kleinen Spermatoblastkernen. *b.* 3 Deckzellen mit geschwungenen und noch ganz unregelmässig gelagerten Zoospermen; diese nehmen eine viel kürzere Zone ein, als jene. Vergr. 330 fach.

Fig. 15. Prionodon glaucus ♂. Vorkeimfalte. Zu Fig. 1 gehörig. *a.* Samengang; *b.* ganz durchschnittener Samencanal in der Basis der Vorkeimfalte; c. Vorkeimketten in der Vorkeimfalte; *d.* Epithel der Aussenfläche der Hodenfalte. Vergröss. 70 fach.

Fig. 16. Centrophorus granulatus ♂. Durchschnitt durch die Hodenfalte des jungen Thieres *a* hinten, *b* vorn; der mittlere ovale Raum eingenommen von primitiven Ampullen. Natürliche Grösse.

Fig. 17—24. Scyllium canicula ♂.

Fig. 17. Zoospermbüschel im mittleren Stadium der Ausbildung. *a.* Köpfe der Zoospermen dunkler gefärbt. Vergr. 330 fach.

Fig 18. *a.* Halbausgebildetes Zoosperm (zu Fig. 14 b gehörig); *b.* langgestreckter Kern der Spermatoblastzelle; *c.* halbmondförmige Kerne der Spermatoblastzellen; *d.* und *e* grösser, und schliesslich in *e.* auch körnig und rund werdende Spermatoblastkerne; Vergröss. 330 fach.

Fig. 19. Segment einer Hodenampulle, in welcher die central gelegenen länglichen

Ureier schon 3 oder 4 Spermatoblastkerne gebildet haben; Vergrösserung 600fach.

Fig. 20. 3 Deckzellen mit ihren zugehörigen Radien, in denen je 50—60 runde Spermatoblastkerne liegen. Vergr. 330fach.

Fig. 21. Segment einer Ampulle mit 4 Spermatoblastkernen in jeder radialen Reihe. Vergröss. 330fach.

Fig. 22. Eine solche mit nur 2 Spermatoblastkernen. Vergröss. 330fach.

Fig. 23. Eine vollständige Ampulle (im grössten Durchmesser) mit nur einer Reihe von Spermatoblastkernen. Vergröss. 330fach.

Fig. 24. Ganz junge Ampulle in der Nähe der Vorkeimfalte mit 3 Ureiern mit rundem Kernen und zahlreichen langkernigen Zellen. Vergröss. 330fach. Bemerkung. Von den Ampullen wurde der Einfachheit halber immer nur der grösste Durchschnitt gezeichnet. Die bei stärkerer Vergrösserung gezeichneten Figuren wurden alle mit der Camera gemacht.

Tafel XII.

Fig. 1. Acanthias 1,5 ctm. Schnitt ganz vorn, 0,2 mm. hinter dem Tubentrichter (s. Taf. XVI Schema A 1.)

Fig. 2. Acanthias 1,5 ctm. Schnitt etwa 1 mm. hinter dem Tubentrichter (s. Schema A. I.)

Fig. 3—6. Scyllium catulus Embryo von 4,0 ctm. 4 successive Schnitte an der Verbindungsstelle der beiden noch nicht vollständig getrennten aus dem primären Urnierengang durch Spaltung entstehenden Gänge. *tu.* Tube *lg.* Leydig'scher Gang *u.* Urnierengang. (Schema D.)

Fig. 7. Acanthias 1,5 ctm. Schnitt reichlich 1 mm. hinter dem Tubentrichter. (Schema A. 1.)

Fig. 8. Acanthias vulgaris 1,9 ctm. Schnitt 13 mm. vom Tubentrichter. (Schema A. 2.)

Fig. 9. Acanthias vulgaris 1,9 ctm. Sich bildende solide Verbindungsbrücke zwischen Segmentalgang und Urnierengang. (Schema A 9.)

Fig. 10—12. Scyllium catulus. Embryo von 4,0 ctm. 3 Schnitte aus der Gegend der Harnleiter (Schema D).

Fig. 13. Acanthias Embryo (♀?) 2,7 ctm. (Schema A 3). Uebergangsstelle des Leydig'schen Ganges in den Eileiter.

Fig. 14, 15. Acanthias Embryo ♀ 3,15 ctm. (Schema A 4). Fig. 14 Verdickung an der centralen Wand des Urnierenganges; Fig. 15 Doppelfalte im Urnierengang, welche weiter nach vorn sich schliesst und so den Urnierengang in 2 Canäle spaltet.

Fig. 16—20. Scyllium canicula ♂ Embryo von 2,4 ctm. Länge. (Schema B 2). Fig. 16 Durchschnitt durch die Urnierengangfalte 0,7 mm. hinter dem Tubentrichter, eben vor Auftreten des Leydig'schen Ganges; Fig. 17 Schnitt dicht dahinter mit Leydig'schem Gang und Leydig'schem Knäuel, die männliche Tube schon sehr klein; Fig. 18, 19, 2 fast aufeinanderfolgende Schnitte, in denen die männliche Tube immer kleiner, der Leydig'sche Gang immer grösser wird; Fig. 20 ist die Tube verschwunden.

Fig. 21. Acanthias Embryo ♀ 3,35 ctm. Länge. Oberseite und Unterseite desselben Schnittes, *a.* zeigt die beiden Canäle durch eine Zellbrücke getrennt, in *b.*

(Unterseite des Schnitts) haben sich beide zu dem primären Urnierengang vereinigt.

Fig. 22. Acanthias Embryo ♂ 4,0 ctm. Länge (Schema A. 7). *a.* obere und *b.* untere Seite desselben Schnittes durch die Vereinigungsstelle der rudimentären männlichen Tube mit dem Leydig'schen Gang.

Fig. 23—26. Acanthias Embryo ♂ 4,3 ctm. Länge (Schema A. 10). Fig. 23 Harnleiter, Leydig'scher Gang und Eileiter sind noch getrennt; Fig. 24 Harnleiter und Leydig'scher Gang verbinden sich; Fig. 25 es tritt ein neuer secundärer Harncanal heran; Fig. 26 das sehr eng gewordene Lumen des Eileiters verbindet sich mit dem vereinigten Leydig'schen Gang und ersten Harnleiter zum primären Urnierengang.

Fig. 27. Acanthias ♀ Embryo von 3,5 ctm. Länge, dazu Fig. 33 und 34 gehörig. (Schema A 5) Ganzer Schnitt durch die Urogenitalregion. Links (*a*) primärer Urnierengang mit innerer Falte, die beginnende Theilung in Leydigschen Gang und Eileiter einleitend, rechts (*b*) Uebergangsstelle der beiden Canäle der andren Seite. Fig. 33 auf *a* nach vorn zu folgender Schnitt *a*, mit Trennung in die 2 Canäle; Fig. 34 die Trennung derselben ist vollständig geworden.

Fig. 28, 29. Acanthias ♀ Embryo von 5,2 ctm. Länge (Schema A. 12). Vereinigungsstelle des Leydig'schen Ganges mit dem Harnleiter; (Fig. 28 getrennt, Fig. 29 vereinigt) mit ihnen vereinigt sich der Eileiter erst weiter nach hinten.

Fig. 30. Mustelus ♀ (?) von 3,1 ctm. Länge. (Schema B 3). Schnitt dicht hinter der Verbindungsstelle von Leydig'schem Gang und Eileiter, um die hier einfache innere Falte zu zeigen, durch welche der Urnierengang in 2 Canäle getheilt wird.

Fig. 31, 32. Mustelus indifferent, Embryo von 1,9 ctm. Länge (Schema B 1.) Fig. 31. Hier ist eine Stelle getroffen, wo ein Harncanal sich direct an den Urnierengang ansetzt, der Segmentalgang aber fehlt; Fig. 32 zeigt den Segmentalgang und daneben den an seiner inneren Seite verdickten Urnierengang. Diese Verdickung lässt sich bis auf 2,2 mm. Entfernung vom After nachweissen, sie ist solide, durchgehend, und enthält die Anlage der mehrfachen Harnleiter dieser Gattung.

Fig. 33, 34. Acanthias ♀ 3,5 ctm. zu Fig. 27 (s. oben). (Schema A 5.)

Fig. 35, 36. Acanthias ♂ Embryo von 4,5 ctm. Länge. (Schema A. 11). Fig. 35 zeigt einen Durchschnitt durch die eine Urnierengangfalte etwa von der Mitte der Leibeshöhle. *l.* Leydig'scher Gang, Cyste an der Stelle, wo beim ♀ der Eileiter liegt, hier aber ist diese cylinderische Cyste nur in 2 Schnitten zu erkennen, dicht davor und dahinter findet sich nur der Leydig'sche Gang (hier Samenleiter); Fig. 36 ganzer Schnitt am Vorderende der Leydig'schen Drüse, links ist die männliche Tube klein, rechts ist sie etwa doppelt so gross.

Fig. 37—39. Mustelus indifferent, Embryo von 2,7 ctm. Länge. Schema B. 2. Sämmtliche Figuren sind mit der Camera bei 160facher Vergrösserung gezeichnet.

Tafel XIII.

Fig. 1—3. Acanthias vulgaris. Embryo ♀ 4,1 ctm. Verschmelzung des Harnleiters und Leydig'schen Ganges. Fig. 1 Schnitt dicht vor derselben, Fig. 2 Verschmelzungsstelle, Fig. 3 hinter derselben, um die auch hier befindliche Doppelfalte zu zeigen, durch deren Verschluss allmälig der Harnleiter abgeschnürt wird. Schema A. 8. Bezeichnung wie gewöhnlich. Vergrösserung $^{330}/_{1}$.

Fig. 4, 5. Mustelus vulgaris. Fig. 4 Embryo von 1,9 ctm. Fig. 5 Embryo von 3,1 ctm. Einfachste Segmentalschlinge nach der Verwachsung des Segmentalganges mit dem Urnierengang. *u.* Urnierengang; *m. c.* blindsackförmiger Grund des Segmentalganges; *c. r.* Harngang; *s. g.* Segmentalgang. Vergr. $^{160}/_{1}$.

Fig. 6. Acanthias vulgaris. Embryo von 2,7 ctm. Segmentalschlinge mit mehrfachen Windungen des Harnganges (Harncanälchen) und primärem Malpighi'schen Körperchen. Bezeichnung wie vorhin. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 7. Acanthias vulgaris. Embryo ♀ von 1,9 ctm. Erstes Auftreten der Ureierfalte. *ms.* Mesenterium, *v. c.* Cardinalvene, *p. o.* Ureier im Epithel an der Basis des Mesenteriums. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 8. Acanthias vulgaris. Embryo ♀ von 5,7 ctm. Genitalfalte mit Ureiernestern an ihrer lateralen Fläche; *a* ventrale Kante mit starker Anhäufung schmalkerniger Keimepithelzellen. Die Zellen des Stroma's sind hier und in allen übrigen Figuren der Einfachheit wegen als unwesentlich weggelassen. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 9. Mustelus vulgaris. Embryo ♀ von 2,3 ctm. Genitalfalte mit primären Ureiern in ihrer ventralen Hälfte. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 10. Mustelus vulgaris. Embryo ♀ von 3,1 ctm. Die Ureier finden sich schon fast ausschliesslich auf der lateralen Fläche; sie haben sich stark vermehrt und beginnen Ureiernester zu bilden. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 11. Mustelus vulgaris. Embryo ♀ von 8,4 ctm. Die beiden Keimfalten sitzen schon ganz am Mesenterium (*ms*), die eine hat ein dickeres Keimepithel mit Ureiernestern, als die andere; diese letzte bleibt bei der weiteren Entwickelung rudimentär. Vergröss. $^{36}/_{1}$.

Fig. 12. Mustelus vulgaris. Embryo ♀ von 14,5 ctm. Eierstocksfalte mit in Einsenkung und Umwandlung begriffenen Ureiernestern (*a*). Vergröss. $^{36}/_{1}$.

Fig. 13. Mustelus vulgaris. Embryo ♀ von 14,5 ctm. Zu Fig. 12 gehörig. Rudimentär bleibende Eierstocksfalte; der Keimtheil (*a*) ist vom Epigonaltheil (*b*) scharf abgesetzt durch die Furche *f.*

Fig. 14. Mustelus vulgaris. Embryo ♀ von 24,5 ctm. Vollständig ausgebildete Eierstocksfalte, bei welcher die Ureiernester sich gänzlich aufgelöst haben in echte fast überall abgeschlossene Follikel. Das äussere (wegen zu geringer Vergrösserung nicht angegebene Keimepithel enthält jetzt nur primäre Ureier, welche sich nach Ludwig'schem Typus umbilden, und cylindrische oder platte Epithelzellen. Vergröss. $^{20}/_{1}$.

Fig. 15. Scymnus lichia ♂. Embryo von 25 ctm. Verästelte Bildungsblase (*a*) der Harncanälchen und secundären Malpighi'schen Körperchen; *s. g.* Segmentalgang, kreuzt den Leydig'schen Gang (*l*) und den primären Harngang (c. r.), er zeigt rechts einige Anschwellungen, welche noch weiter

gegen die Mittellinie zu noch stärker werden, links in der Zeichnung ist die Nierenseite; der Leydig'sche Canal läuft fast genau am Innenrande der Niere. Vergröss. $^{40}/_{1}$.

Fig. 16. Acanthias vulgaris. Embryo ♀ von 2,7 ctm. Durchschnitt der Ureierfalte (*g*) mit 4 primären Ureiern. *ms.* Mesenterium. Vergr. $^{160}/_{1}$.

Fig. 17. Acanthias vulgaris. Embryo ♀ von 8,5 ctm. Durchschnitt am hinteren Theile der Ureierfalte, wo die Ureiernester erst in Bildung begriffen sind. *tr. f.* Trichterfurche. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 18. Mustelus vulgaris. Embryo ♀ von 3,9 ctm. Keimfalte mit Beginn der Ureiernestbildung. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 19. Acanthias vulgaris. Embryo ♀ von 3,5 ctm. Durchschnitt der Ureierfalte mit Segmentalgang (*sg.*) und dem durchschnittenen Stiel (*tr*) eines nach vorn sich wendenden Trichters. *a.* Epithel des Urnierengangwulstes, *b.* ventrale Kante der Genitalfalte. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 20. Acanthias vulgaris. Embryo ♀ 5,2 ctm. Beginnende Ureiernestbildung; Durchschnitt aus der Mitte der Keimfalte. *tr. f.* Trichterfurche. Vergr. $^{160}/_{1}$.

Fig. 21. Acanthias vulgaris. Embryo ♀ von 19 ctm. Stück des Keimepithels mit primären schon von einigen Epithelzellen umgebenen Ureiern im Keimepithel; im Stroma lagen ausserdem zahlreiche grosse Follikel, welche direct aus den eingestülpten Ureiernestern hervorgegangen sind. Vergrösserung $^{160}/_{1}$.

Fig. 22. Acanthias vulgaris. Embryo ♀ 25 ctm. Keimepithel. *a.* ein Ei noch von wenig zahlreichen platten Epithelzellen umgeben, *b.* Gruppe primärer Ureier, wie solche vielleicht Anlage eines rudimentären Hodenknollens ist. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 23. Acanthias vulgaris. Embryo ♀ 19 ctm. Ventrale Wachsthumsfalte der Keimfalte, hier finden sich immer nur primäre Ureier, die durch Vergrösserung der Epithelzellen direct entstanden sind. Vergr. $^{160}/_{1}$.

Fig. 24. Acanthias vulgaris. Erwachsener Embryo ♀. Durchschnitt vom vorderen Theil der Eierstocksfalte; *a.* basaler Zellkörper; *b.* eigentliche Eierstockszone aus zahlreichen grossen Follikeln bestehend. Vergr. $^{5}/_{1}$.

Fig. 25—28. Scymnus lichia, Eierstocksfaltenbildung. Fig. 27. Embryo von 5,4 ctm. Keimfalte mit primären Ureiern. Fig. 26 Embryo von 9,4 ctm. Keimfalte mit Ureiernestern. Fig. 27, 28 linke und rechte Keimfalte eines Embryo's von 23,0 ctm. mit beginnender Follikelbildung. Vergrösserung bei allen 4 Figuren $^{36}/_{1}$.

Fig. 29. Acanthias Blainvillei. Embryo ♀ von 11,0 ctm. Stück der Keimfalte mit primären Ureiern (*a*), Ureiernestern (*b*) und den eigenthümlichen (die Theilung einleitenden?) sternförmigen Kernen (*c*). Vergröss. $^{330}/_{1}$.

Fig. 30. Mustelus vulgaris. Embryo ♀ von 15 ctm. Stück der Eierstocksfalte, Umwandlung der Ureiernester in weibliche Eifollikel; das Stroma hat sich von diesen etwas zurückgezogen, sodass man die zwischen sie eindringenden Faserzüge und -balken deutlich sieht, aussen im Keimepithel auch primäre Ureier. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 31. Eifollikelepithel eines jungen Eies von Raja clavata mit vergrösserten rundlichen Zellen in demselben. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Tafel XIV.

Fig. 1. Vorkeimfalte von Acanthias vulgaris ♂. Embryo von 6 ctm. Länge. Vorderhälfte. *a.* laterale, *b.* mediale Fläche, *c.* basales Hodennetz, *sg.* Segmentalgang (vas efferens). Vergr. 70 fach.

Fig. 2. Wie Fig. 1. In der Basis ist der Segmentalgang und der weite Canal des basalen Hodennetzes, ferner ein Theil von letzterem sichtbar. Vergrösserung 70 fach.

Fig. 3. Acanthias vulgaris ♂. Embryo 6 ctm. Vom Hinterende der Vorkeimfalte; in ihrer Basis der basale Hodencanal und mit ihm in Verbindung ein noch nicht ganz obliterirter Trichter. Vergröss. 70 fach.

Fig. 4 und 5. Acanthias vulgaris ♂. Embryo von 25 ctm. Länge; Durchschnitte durch die Hodenfalte, Fig. 4 vorn, Fig. 6 *a.* hinten, *b.* in der Mitte. *str.* Stroma des Hodens (basaler Zellkörper); *c.* Centralcanal des Hodennetzes. Vergröss. 6 fach.

Fig. 6. Acanthias vulgaris ♂; Embryo von 17 ctm. Länge. Durchschnitte durch die Hodenfalte. Vergröss. 14 fach. *a* vorn, *b* hinten.

Fig. 7. Acanthias vulgaris ♂, Embryo von 25 ctm. Länge. Vergröss. 35 fach. Die Vorkeimzone ist ganz gezeichnet. *str.* basaler Zellkörper des Hodenstranges, *c.* Centralcanal.

Fig. 8—10. Squatina vulgaris, junges Männchen. Einstülpungsstadien der Vorkeime in das Hodenstroma. Vergröss. 330 fach. Camera. Bezeichnung in allen 3 Figuren gleich. *a.* Stromazellen, *b.* und *b'*. Hodenepithel, *c.* Pflüger'sche Schläuche und Vorkeime darin.

Fig. 11—26. Acanthias vulgaris. Erste Stadien der Entwickelung der männlichen Primitivfollikel. Fig. 11—19. Embryonen von 25 ctm. Länge.

Fig. 11. Ein mitten zwischen den Follikelketten und dem Keimepithel der Vorkeimfalte liegendes Zellennest. Vergröss. 330 fach. (S. Fig. 16 und 17.)

Fig. 12. Stück der Vorkeimfalte. *a.* Stromazellen, *b.* Keimepithel mit einigen Ureiern. *c'*. 6 mitten im Stroma liegende Vorkeime, von denen eines zwei Kerne hat. *d.* Basalmembran des Hodenepithels. Vergröss. 330 fach.

Fig. 13. 3 noch in der Nähe des Keimepithels liegende, aber schon fast ganz vom Stroma umschlossene Vorkeime. Das eine hat seitlich bereits eine schmalkernige Zelle gebildet. Vergröss. 330 fach.

Fig. 14. Ein Urei mit 2 runden körnigen Kernen und einem ovalen, hart am Keimepithel liegend. Vergröss. 330 fach.

Fig. 15. Ein Urei mit 2 jungen Tochterzellen im Keimepithel. Vergröss. 330 fach.

Fig. 16. Ein Zellennest nahe am Keimepithel. Vergröss. 330 fach.

Fig. 17. Ein ebensolches Zellennest hart an einer im Keimepithel liegenden Gruppe von Ureiern. Vergröss. 330 fach.

Fig. 18. Keimepithel und ein noch mit diesem in Berührung stehendes Zellennest. Vergröss. 330 fach.

Fig. 19. Keimepithel und ein isolirtes in das Stroma eingewandertes Urei. Vergrösserung 330 fach.

Fig. 20—23. Embryonen von 17 ctm. Länge.

Fig. 20. Urei des Keimepithels mit 2 Kernen. Vergröss. 330 fach.

Fig. 21. 2 dicht aneinander liegende Ureier. Vergröss. 330 fach.

Fig. 22. Stück der Ureierzone von der Fläche gesehen, ein Urei mit 3 Kernen

die Kerne der eigentlichen Epithelzellen wie überall dunkel gehalten. Vergröss. 330 fach.

Fig. 23. Vorderende der Ureierfalte. *o*. Keimepithel mit Ureiern; *o'*. 2 im Stroma liegende Ureier; *s* letztes Ende der primitiven Samencanälchen. Vergrösserung 200fach.

Fig. 24—26. Embryo von 6 ctm. Länge, dessen Bauchflosse bereits eine Andeutung der äusseren Begattungsorgane hatte.

Fig. 24. Einige Keimepithelzellen mit mehrfachen Ureierkernen. Vergr. 330 fach.

Fig. 25. Ureier der Keimepithels mit je einem Kern, zwischen den cylindrischen Keimepithelzellen liegend. Vergröss. 330 fach.

Fig. 26. Vorkeimfalte. *c*, *c'* Keimepithel mit Ureiernestern, der Aussenfläche der Vorkeimfalte angehörig; *a*. Hohlräume, welche entstanden sind durch Einwuchern der Segmentalgänge in das Stroma der Geschlechtsfalte. Vergrösserung 200fach.

Sämmtliche Figuren von Fig. 7 an sind nach einzelnen Objecten mit der Camera gezeichnet.

Tafel XV.

Fig. 1—2. Acanthias Embryo ♂ von 17 ctm. Länge. Vorkeimketten der Vorkeimfalte; *a*. die schmalkernigen Zellen, *b*. die Ureier-ähnlichen Zellen mit runden Körnchenkernen und Fetttropfen, *c*. eine solche, deren Kern in Theilung begriffen zu sein scheint. Vergröss. $^{330}/_{1}$.

Fig. 3—11. Acanthias vulgaris. Embryo ♂ 25 ctm. Vergröss. $^{330}/_{1}$.

Fig. 3. Ein Vorkeimschlauch, an 3 Stellen in kurze Vorkeimketten übergehend; *a*. Hohlraum des Schlauches, *b*. Faserzüge von den Vorkeimketten zum Epithel *e*, welches hier schon völlig platt geworden ist.

Fig. 4. *a*. Durchschnitt eines Vorkeimschlauches mit einer in Resorption befindlichen centralen Zelle, *b*. ein solcher mit freiem Samen des Schlauches.

Fig. 5. Primitivampulle aus der Vorkeimfalte (basaler Theil); *a*. die im Centrum gelegene Zelle, durch deren Resorption die Höhlung der Ampulle entsteht; *b*. der schmalkernige Zellenpropf, welcher diese abschliesst gegen das Lumen des Samencanälchens *c*.

Fig. 6—8. Theilungsstadium der Ureier-ähnlichen Zellen in den Vorkeimschläuchen.

Fig. 9. Vorkeimschläuche, Ketten und Keimepithel; *a*. Ureier im Keimepithel; *b*. Faserzug, welcher diese mit der nächsten Vorkeimkette (*c*) verbindet; *d*. Zellengruppen, welche, im Lumen des Vorkeimschlauches liegend, der Resorption anheimfallen; einige der Ureier haben schon ihre Fettkörnchen verloren.

Fig. 10. Erste Bildungsstadien der Primitivampullen und der Hodencanälchen; *a*. ausser dem Epithel (*c*) des Hodencanälchens anliegende Ureiähnliche Zelle, *b*. schon mehrere grosse und kleine Zellen enthaltende Ampulle mit Hohlraum; *e*. Zellrest in einem solchen; *d*. resorbirte Zelle im Lumen des Hodencanälchens.

Fig. 11. Spätere Stadien. *b*. eine in Theilung begriffene (?) Ampulle, *c*. die durchschnittenen schmalen Hodencanälchen.

Fig. 12. Mustelus vulgaris Embryo ♂ 7,7 ctm. Basis der beiden am Mesenterinm *ms*. sitzenden Hodenfalten; c. die Centralcanäle des Hodennetzes, *d*. die

Ureierähnlichen Zellen, von schmalkernigen umgeben. *e.* das flache Keimepithel. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 13. Centrina Salviani. ♂ Embryo 17 ctm. Nierenrandcanal in seiner Verbindung mit den angrenzenden Canälen. *l.* Leydig'scher Gang; *c. r.* segmentale Harncanäle; *sg.* Segmentalgänge, sg_1 erster sich gabelnder und an 2 in der Hodenbasis liegende grosse Blasen tretender, sg_2—sg_6 die 5 zu wirklichen vasa efferentia gewordenen Segmentalgänge (stehen in der Hodenbasis mit dem ungezeichneten Hodennetz in Verbindung), sg_7 7ter gegen den Hoden zu blind geschlossener (obliterirter) Segmentalgang; *c m.* 4 Malpighi'sche Körperchen in Verbindung mit den Segmentalgängen und dem Nierenrandcanal. *(c. l).* Vergröss. $^{7}/_{1}$.

Fig. 14. Ein Malpighi'sches Körperchen ebendaher; Bezeichnung wie in Fig. 13. Vergröss. $^{30}/_{1}$.

Fig. 15. Acanthias vulgaris. Embryo ♂ von 5,2 ctm. *c.* solider später zum Centralcanal des Hodennetzes werdender Zellstrang; *tr. f.* Trichterfurche; *g.* Ureierfalte mit Ureiernestern. *e.* Urnierenwulstepithel. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 16. Acanthias vulgaris. Embryo ♂ 4,0. Vorderes Ende der Genitalfalte. Bezeichnung wie vorhin; die Segmentaltrichterhöhlungen sind im Begriff, sich gegen die Leibeshöhle (Trichterfurche) hin abzuschliessen. Vergr. $^{160}/_{1}$.

Fig. 17. Mustelus vulgaris. Embryo ♂ von 7,7 ctm. Schnitt dicht vor der eigentlichen Hodenfalte. *g.* Genitalwulst, *c.* Centralcanal des Hodens, *sg.* Segmentalgang, *r.* Schläuche des ersten Leydig'schen Knäuels, *v. c.* Cardinalvene. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 18. Mustelus vulgaris. Embryo ♂ von 7,7 ctm. Schnitt, der auf den vorhergehenden folgt; der Segmentalgang (vas efferens) fehlt hier, der Centralcanal ist vorhanden. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

Fig. 19. Mustelus vulgaris. Embryo ♂ von 7,7 ctm. Schnitt durch das hintere Ende der Hodenbasis, wo das vorn weit offene Lumen (s. Fig. 12) des Centralcanals (c) schon spaltförmig geworden zu verschwinden im Begriffe steht, während der solide Zellstrang, durch dessen Aushöhlung er entsteht, noch ziemlich viel weiter mit den Vorkeimen nach hinten verläuft. Vergrösserung $^{160}/_{1}$.

Fig. 20. Scyllium canicula, eben gebornes junges Männchen. Eine Hodenampulle, in welcher die centrale Zelle *(a)* nicht resorbirt worden, sondern gewachsen ist und in Folge davon den Character einer Eizelle angenommen hat. Im Follikelepithel liegen zwischen den schmalkernigen Zellen einige grössere ovale. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

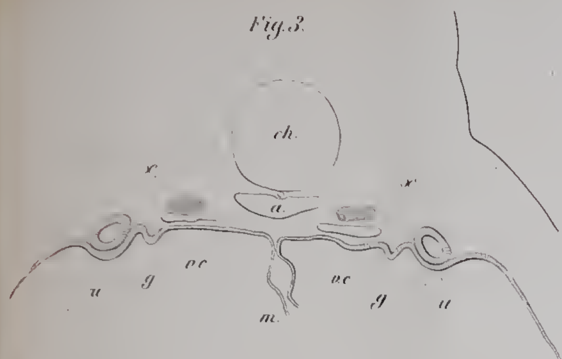
Fig. 21. Mustelus vulgaris. Embryo ♂ von 14 ctm. Schnitt durch die Hodenbasis. *a.* Epithel der Hodenfalte, *b.* solider Zellstrang (sich bildender Hodencanal) in Verbindung mit dem deutlich hohlen Hodencentralcanal *(c)* Vergr. $^{160}/_{1}$.

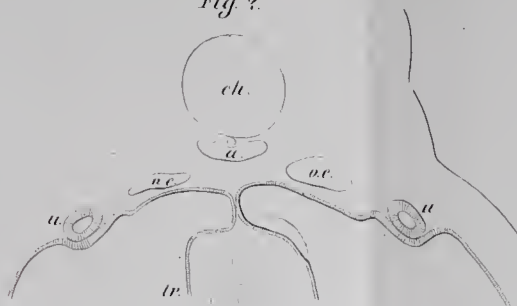
Fig. 22. Mustelus vulgaris. Embryo ♂ von 5,5 ctm. Durchschnitt durch die ganze Hodenfalte: *a.* ventrale Kante, wo Ureier liegen, das Epithel aber vom Stroma nicht zu unterscheiden ist; im Stroma liegen helle runde Zellen mit rundem körnigen Kern, die Vorkeimmasse; an der Hodenbasis legen sich eine Anzahl schmalkerniger Zellen epithelartig *(c)* zusammen: erste Andeutung des hier noch soliden Centralcanals. Vergröss. $^{160}/_{1}$.

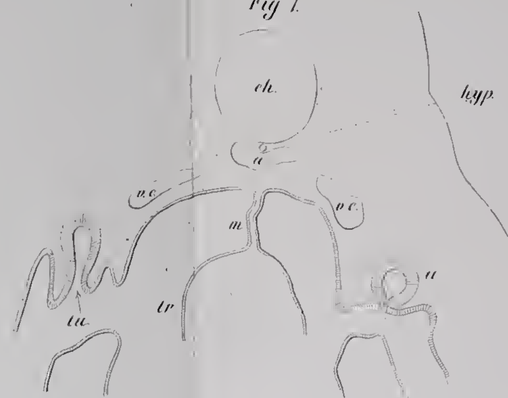
Fig. 23. Mustelus vulgaris. Embryo ♂ von 4,0 ctm. Durchschnitt durch die indifferente Keimfalte. Das Stroma (*a*) ist noch sehr schmal, in der Trichterfurche (*trf*) ist das Epithel ausgespochen cylindrisch, im übrigen Theil der Keimfalte das Epithel stark verdickt mit Ureiern. Dass dies doch ein Männchen war, wird bewiesen durch den Urnierengang, der hier der ganzen Länge nach einfach war, bei Weibchen von 4,0 ctm. Länge aber schon fast vollständig in die 2 Canäle, den Leydig'schen Gang und die Tube gespalten ist. Vergröss. 160/1.

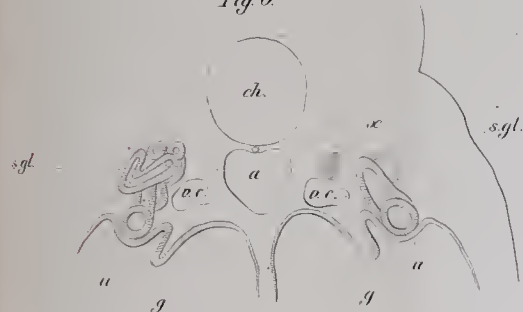
Tafel XVI.

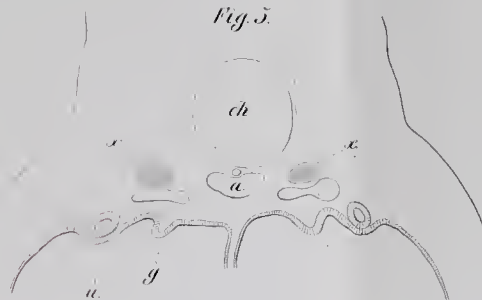
Eine besondere Tafelerklärung ist unnöthig, da sie sich durch Vergleich derselben mit den auf Taf. XII und XIII vorhandenen Durchschnittsbildern von selbst ergibt. Es muss hier übrigens nochmals darauf hingewiesen werden, dass sämmtliche Schemata, welche sich auf Acanthias, Mustelus und Scyllium beziehen, genau nach vorliegenden Querschnittsreihen ausgeführt wurden. Die übrigen Schemata enthalten theils Hypothetisches, theils aber auch durch Beobachtung sichergestelltes Neues; in Bezug hierauf muss auf den Text verwiesen werden.

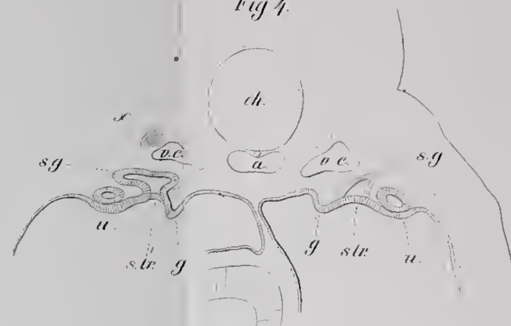

Fig. 3.
ch.
x.
a.
x.
v.c
v.c
u
g
m.
g
u

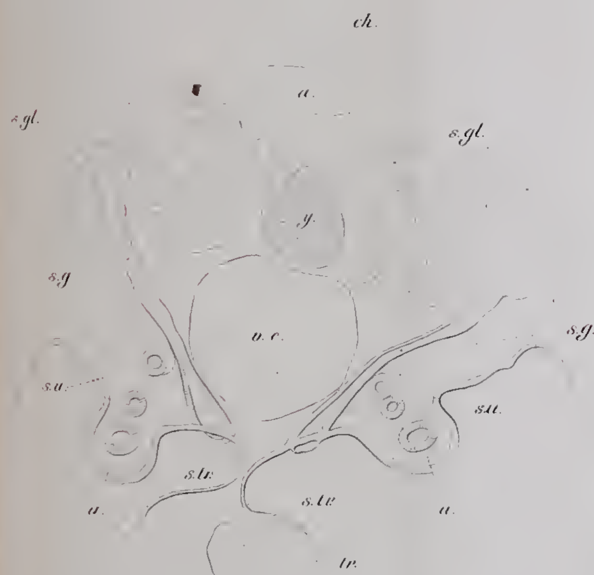

Fig. 2.
ch.
a.
v.c.
v.c.
u.
u
tr.

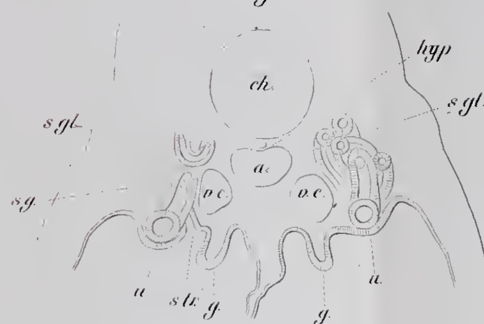

Fig 1.
ch.
hyp.
a
v.c.
v.c.
m
u
tr
u

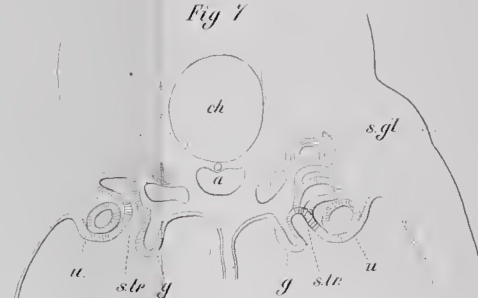

Fig. 6.
ch.
x
s.gl.
s.gl.
a
v.c.
v.c.
u
u
g
g

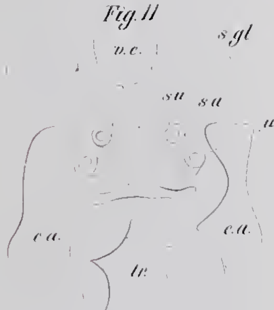

Fig. 5.
ch
x.
x.
a
u.
g

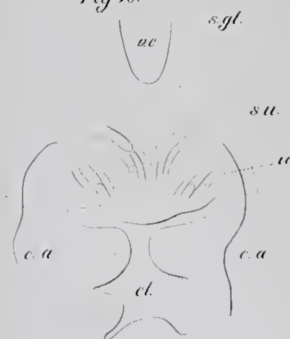

Fig 4.
ch.
x
s.g
v.c.
a
v.c.
s.g
u.
s.tr.
g
g
s.tr.
u.

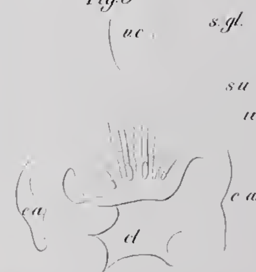

Fig. 12.
ch.
a.
s.gl.
s.gl.
y.
s.g
v.c.
s.g.
s.u.
s.u.
s.tr.
s.tr.
u.
u.
tr.

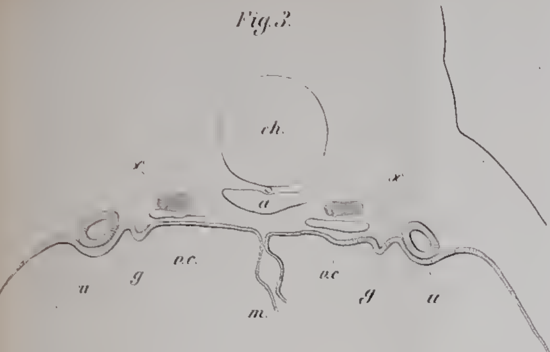

Fig. 8.
hyp
ch.
s.gl.
s.gl.
a.
s.g.
v.c.
v.c.
u
s.tr.
g.
g.
u.

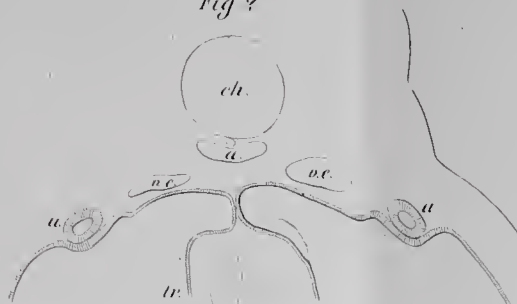

Fig 7.
ch
s.gl
a
u.
s.tr
g
g
s.tr.
u

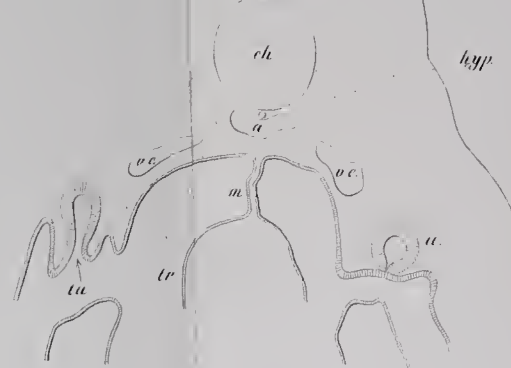

Fig. 11
v.c.
s.gl
su
su
u
c.a.
c.a.
tr.

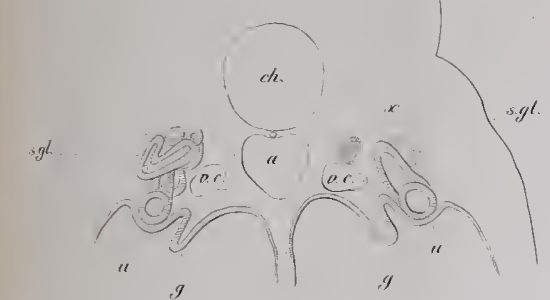

Fig 10.
vc
s.gl.
s.u.
u.
c.a
c.a
cl.

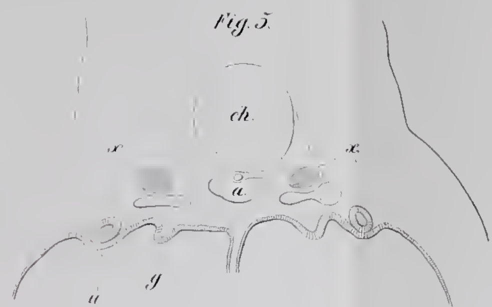

Fig. 9
vc
s.gl.
s.u
u
c.a.
c.a.
cl

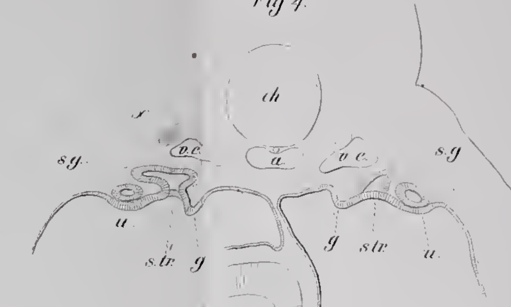

Fig. 3.
ch.
x.
x.
a.
v.c.
v.c.
u
g
g
u
m.

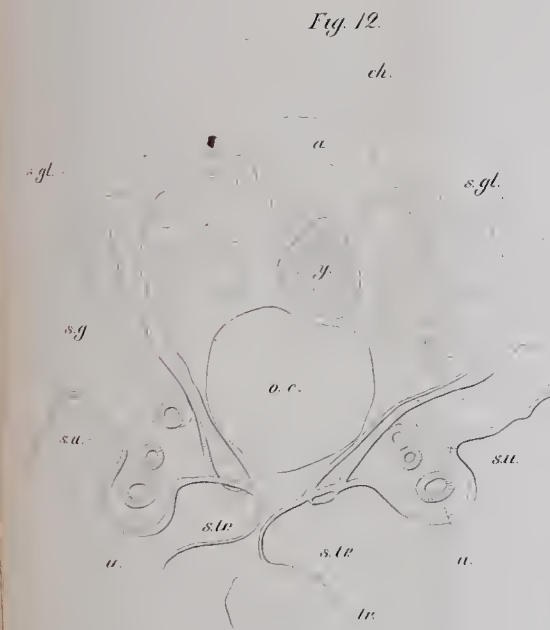

Fig 2
ch.
a.
v.c.
v.c.
u.
u
tr.

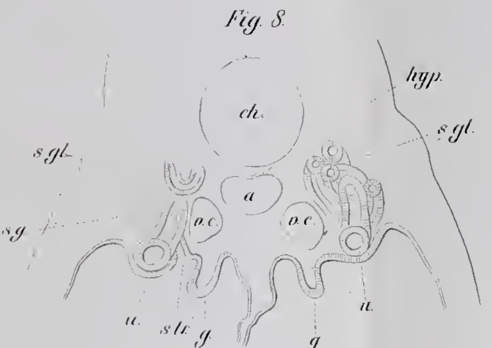

Fig 1.
ch
hyp.
a
v.c.
v.c.
m
u.
tu
tr

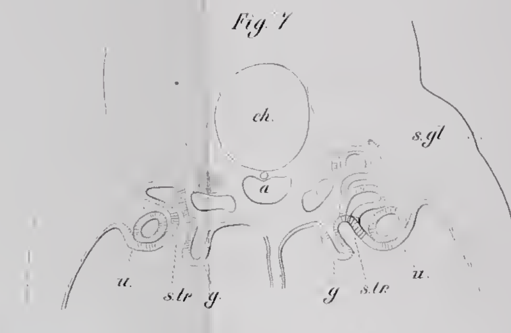

Fig 6
ch.
s.gl.
s.gl.
x
a
v.c.
v.c.
u
u
g
g

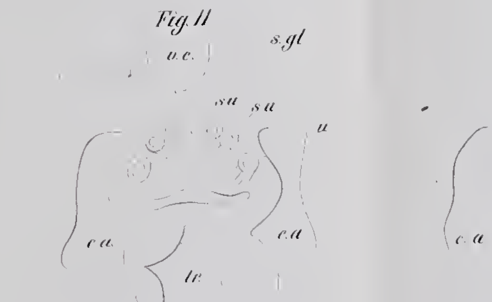

Fig. 5.
ch.
x.
x.
a
u
g

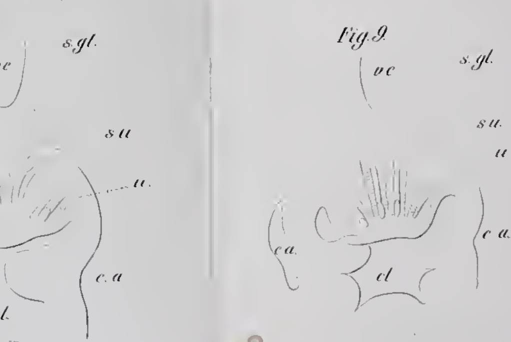

Fig 4.
ch
x
v.c.
a.
v.c.
s.g.
s.g
u
s.tr.
g
g
s.tr.
u.


Fig. 12.
ch.
a
s.gl.
s.gl.
y.
s.g
v.c.
s.g.
s.u.
s.u.
s.tr.
s.tr.
u.
u.
tr.


Fig. 8.
hyp.
ch.
s.gl.
s.gl.
a
v.c.
v.c.
s.g
u.
s.tr.
g
g
u.


Fig. 7
ch.
s.gl
a
u.
s.tr
g
g
s.tr.
u.


Fig. 11
v.c.
s.gl
su
s.u
u
c.a.
c.a
tr.


Fig 10.
v.c
s.gl.
s.u
u.
c.a
c.a
cl.

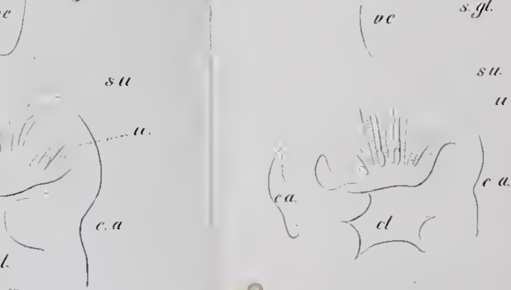
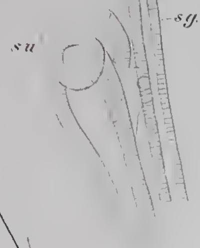

Fig. 9.
v.c
s.gl.
s.u.
u
c.a.
c.a.
cl

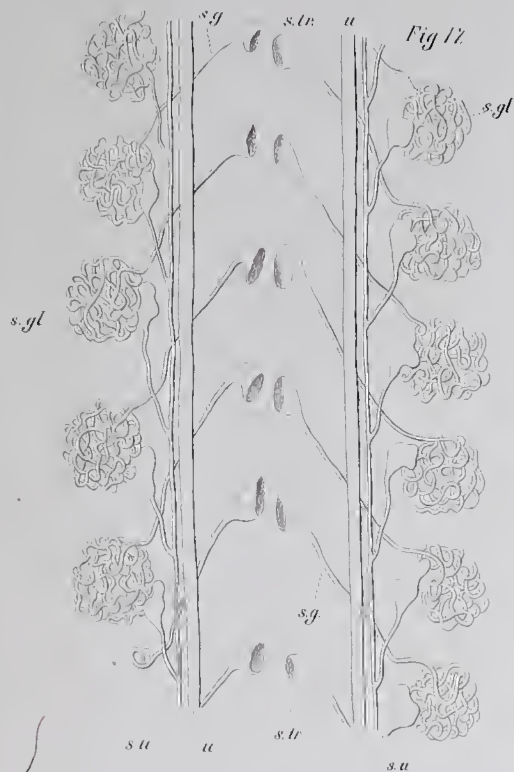
Fig. 20.

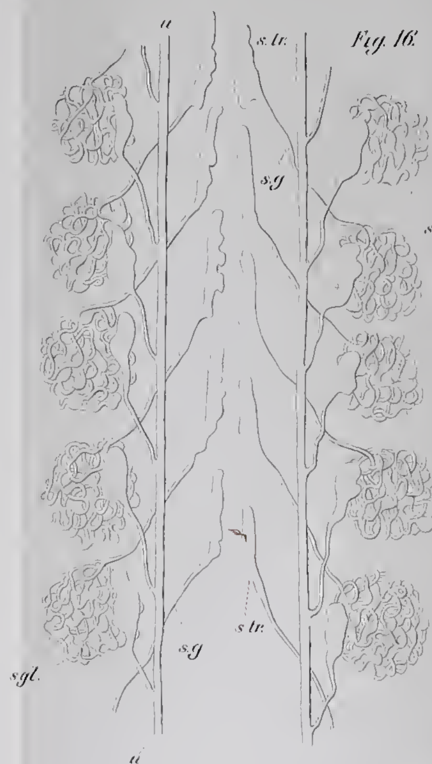
u°
t.
pt.

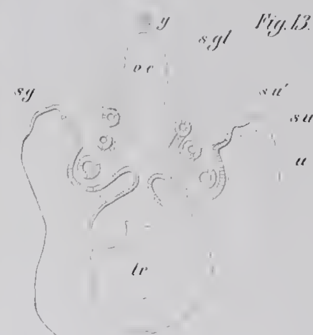
Segmentaltrichter und Gange

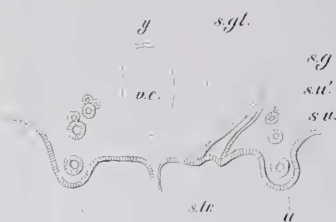
Urniere

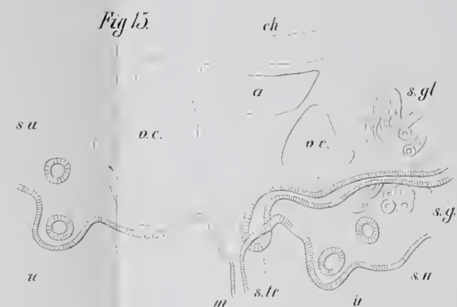




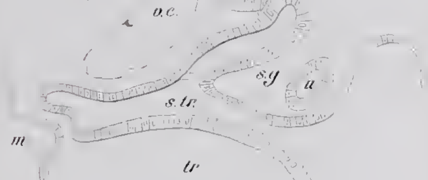




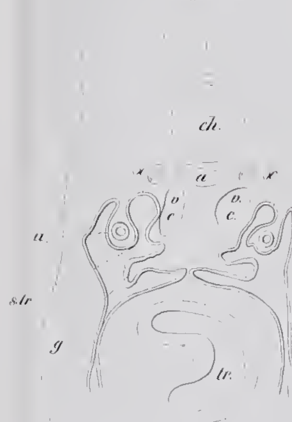




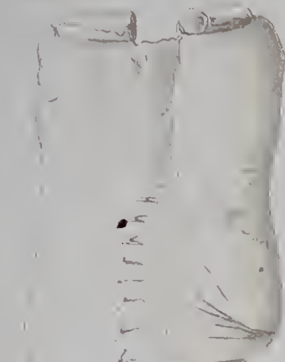


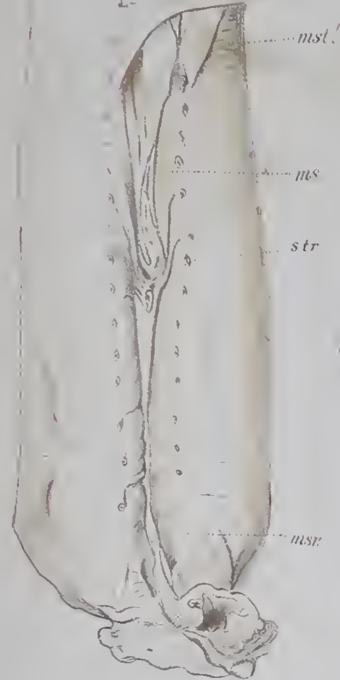


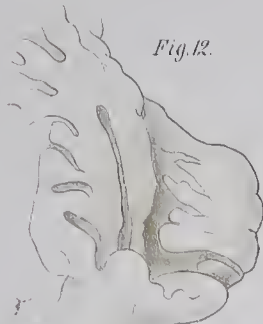


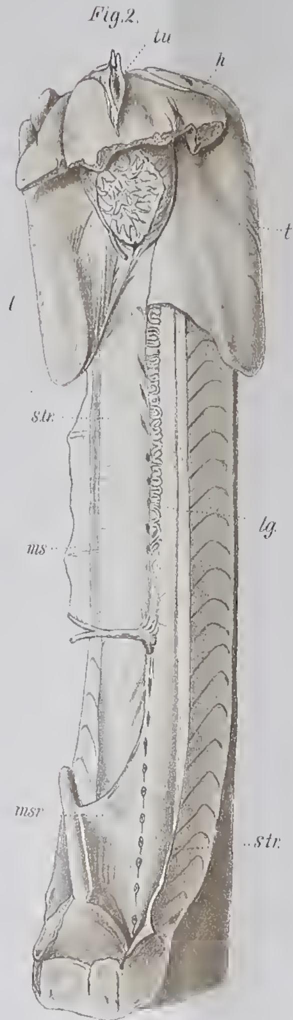












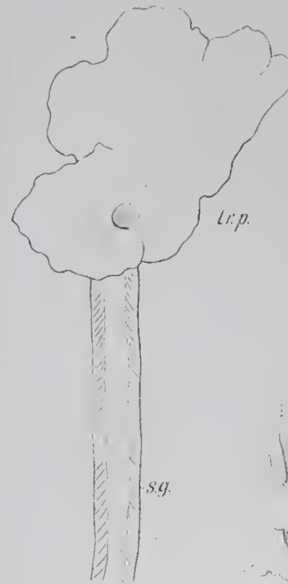


Fig. 5.

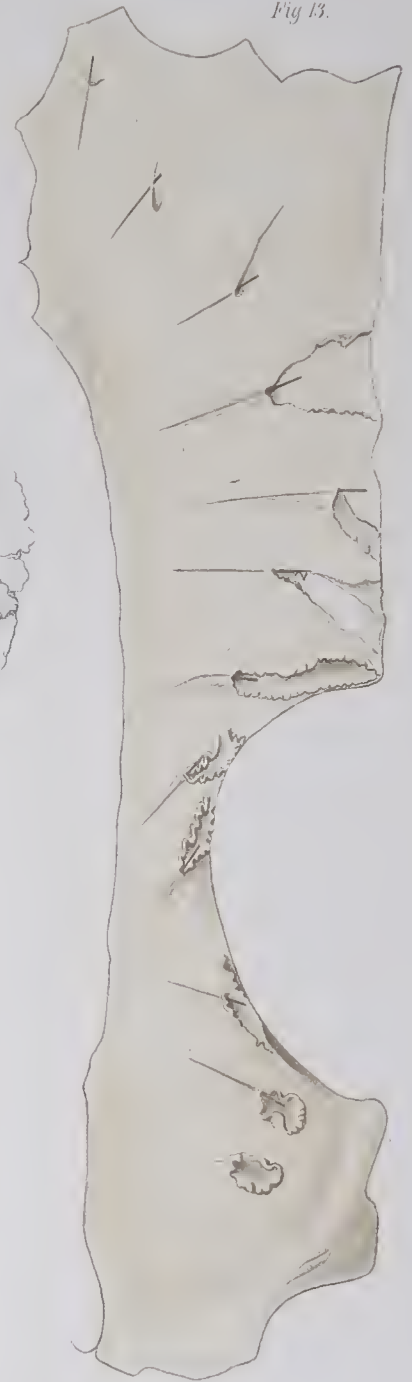


Fig. 10.

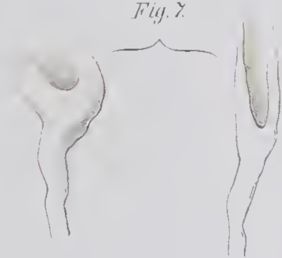


Fig. 4.

tr.p.









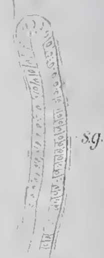




Fig. 1

Fig 10

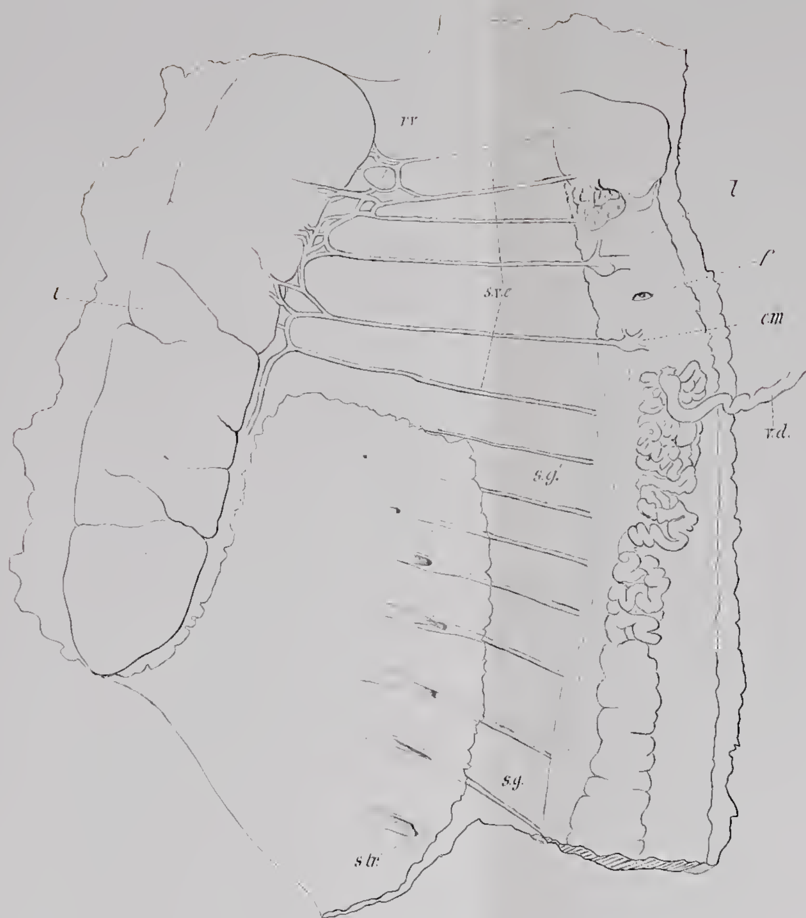


Fig 2

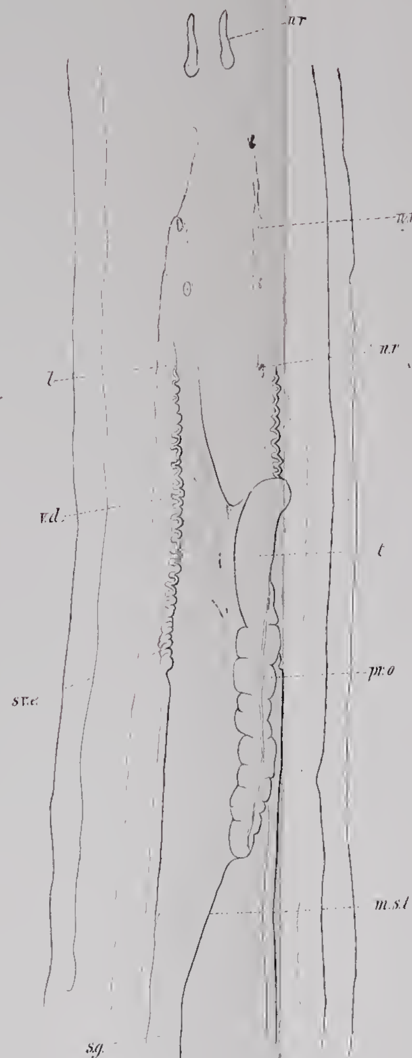
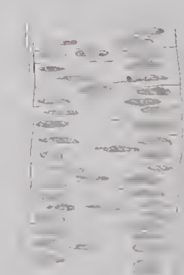


Fig. 3



Fig. 4


Fig. 5

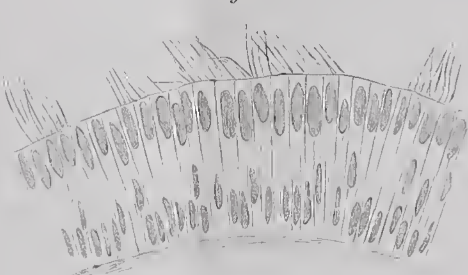

Fig. 7


Fig. 6

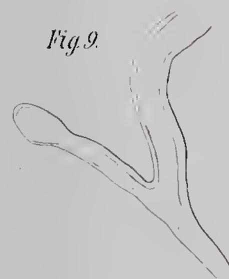
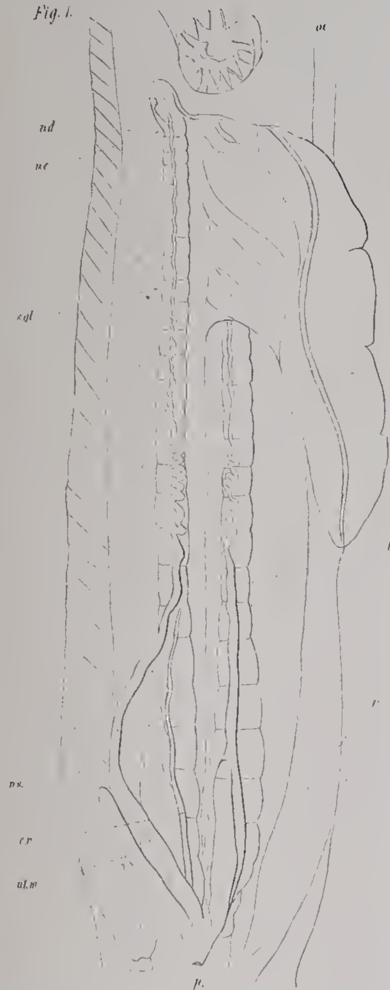
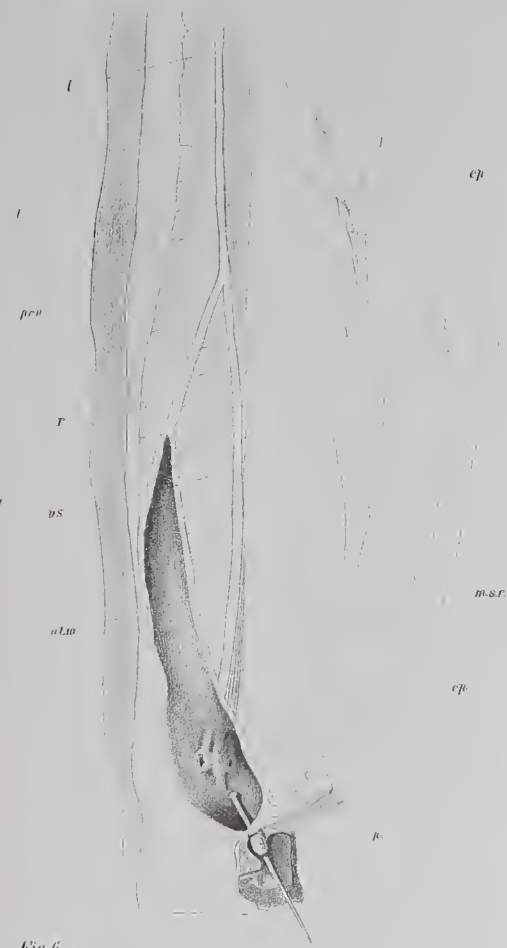
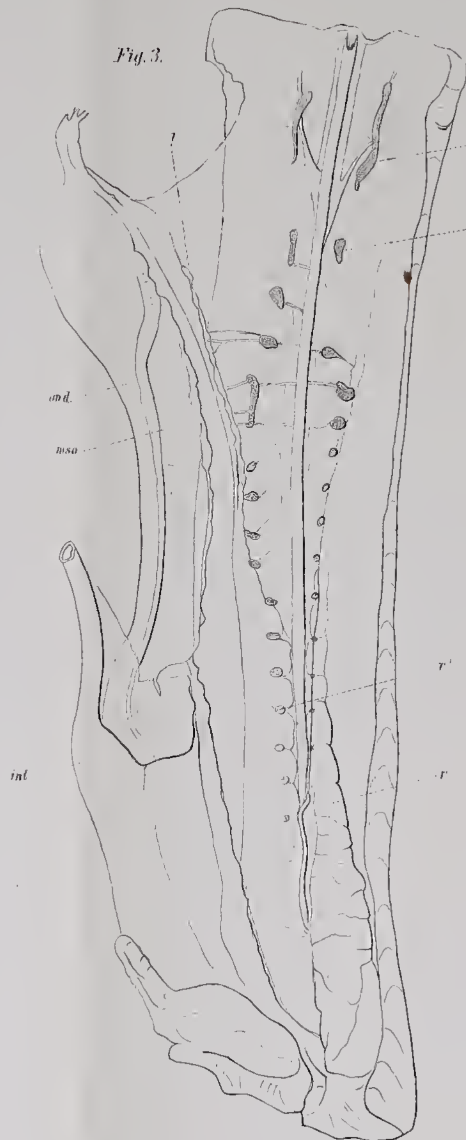
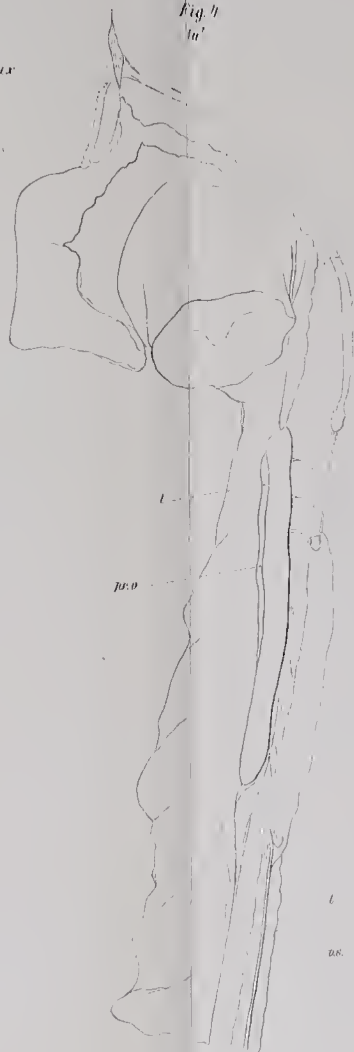

Fig. 9

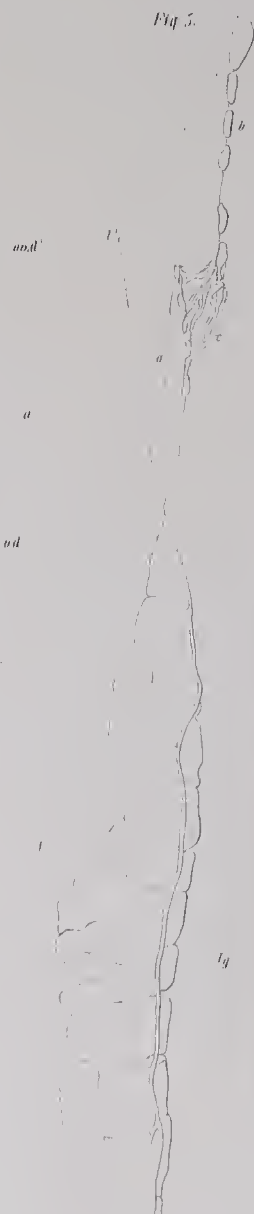
Fig 8

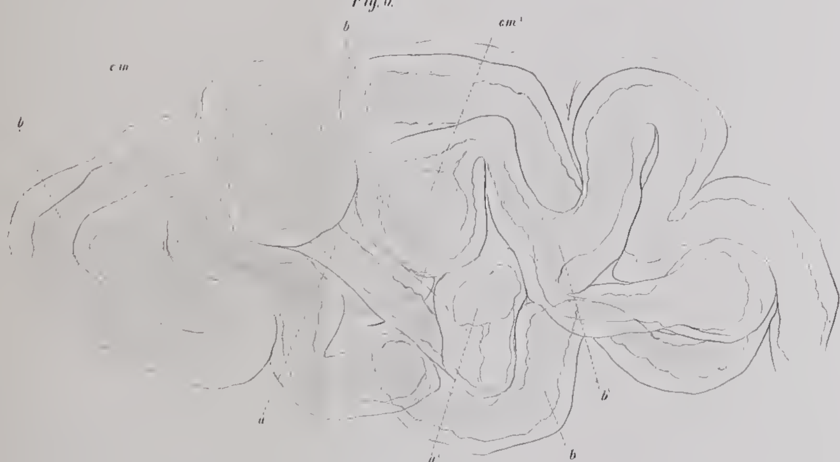

Fig. 1.

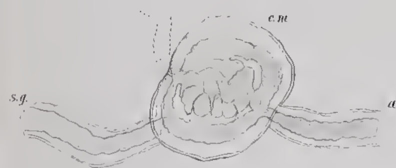

Fig. 2.

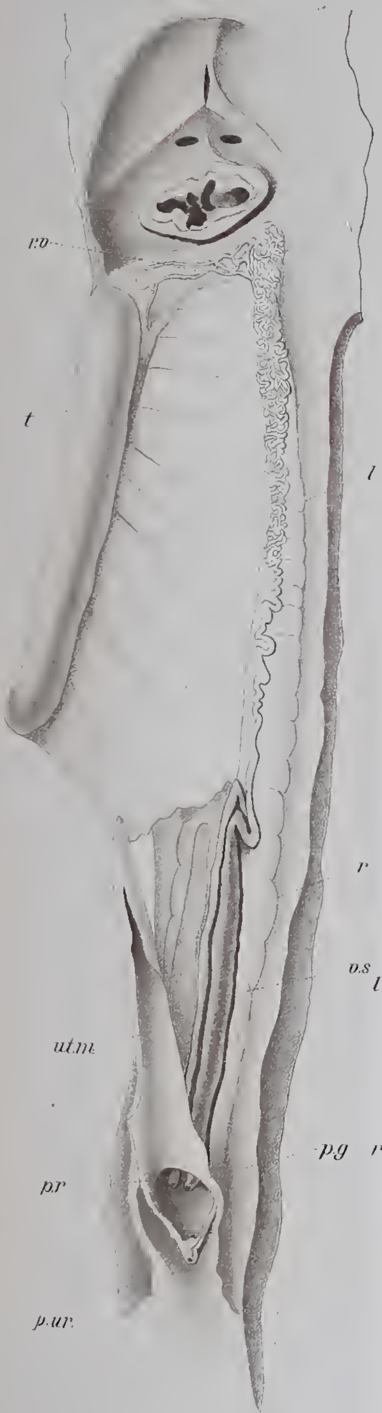

Fig. 3.

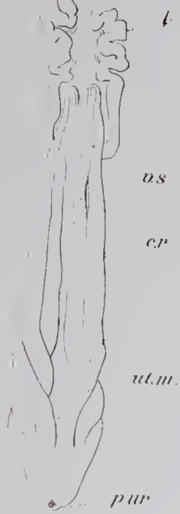

Fig. 4


Fig. 5.


Fig. 6.


Fig. 7.


Fig. 1.
tu
r.o
t
l
r
o.s
l
ut.m
pg
p.r
p.ur.


Fig. 6.
t
o.s
c.r
ut.m.
p.ur

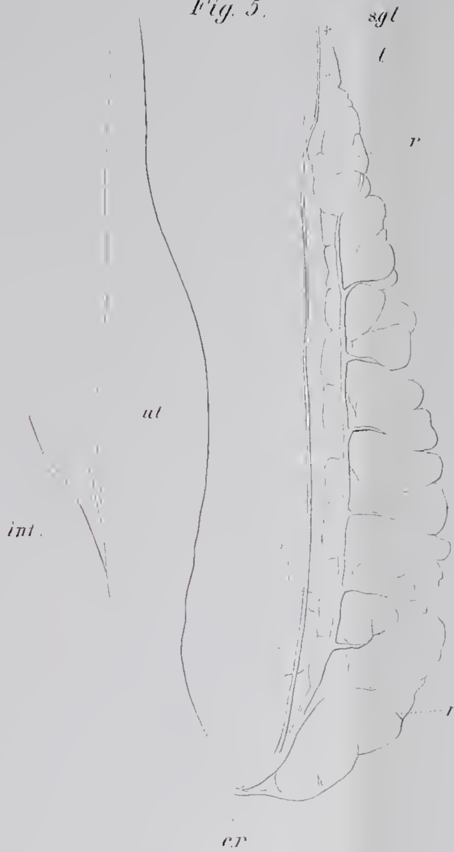
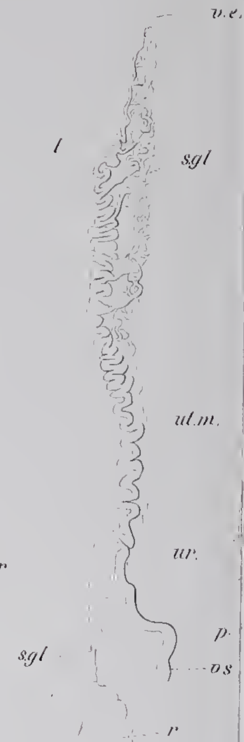
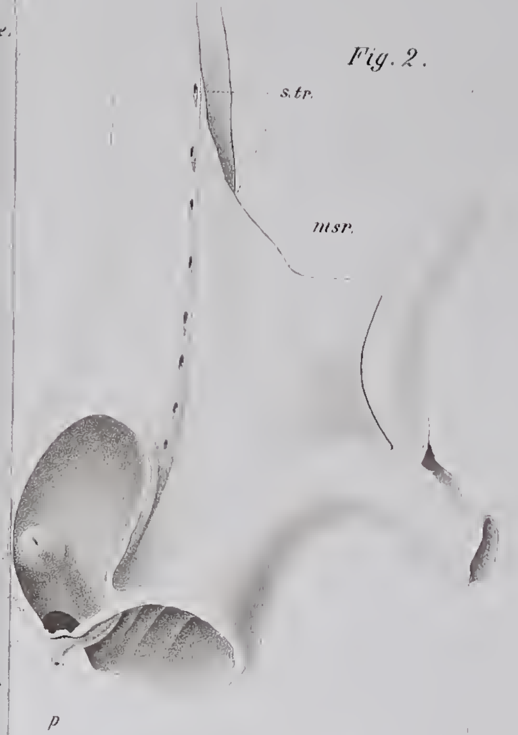
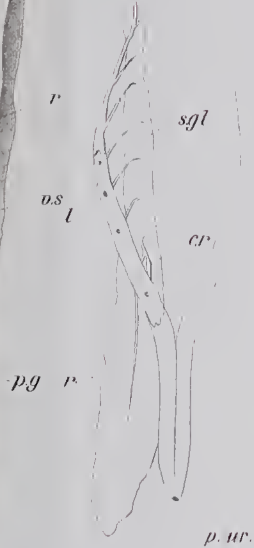
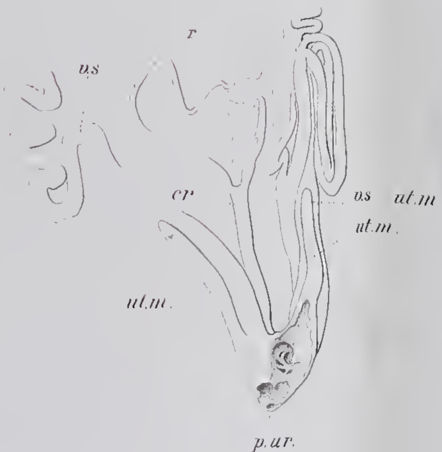

Fig. 5.
sgl
t
r
ut
int.
r
c.r

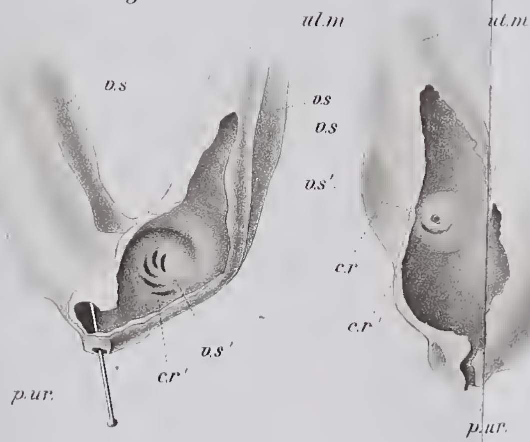

Fig. 4.
s.gl.
l
t'
r
sgl
c.r.

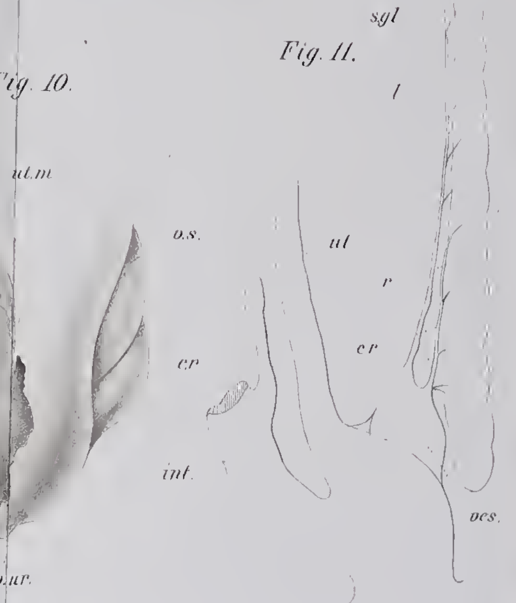

Fig. 3.
v.e.
t
sgl
ut.m.
ur.
p
o.s
r

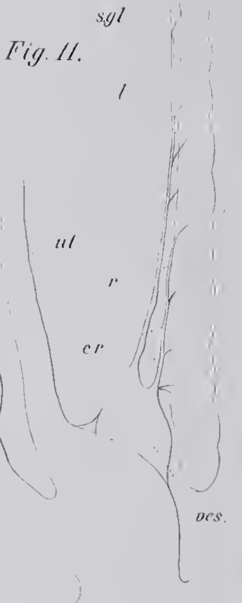

Fig. 2.
s.tr.
msr.
p


Fig. 7.
sgl
c.r
r
p.ur.


Fig. 8.
r
o.s
c.r
o.s
ut.m
ut.m.
ut.m.
p.ur.


Fig. 9.
ut.m
o.s
o.s
o.s
o.s'
c.r
c.r'
o.s'
c.r'
p.ur.
Fig. 10.
ut.m
p.ur.


Fig. 11.
o.s.
c.r
int.
ut


sgl
t
r
c.r
ves.

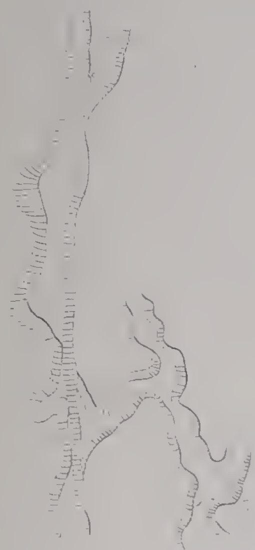
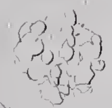
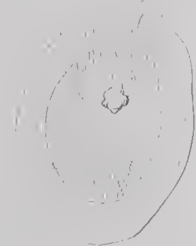
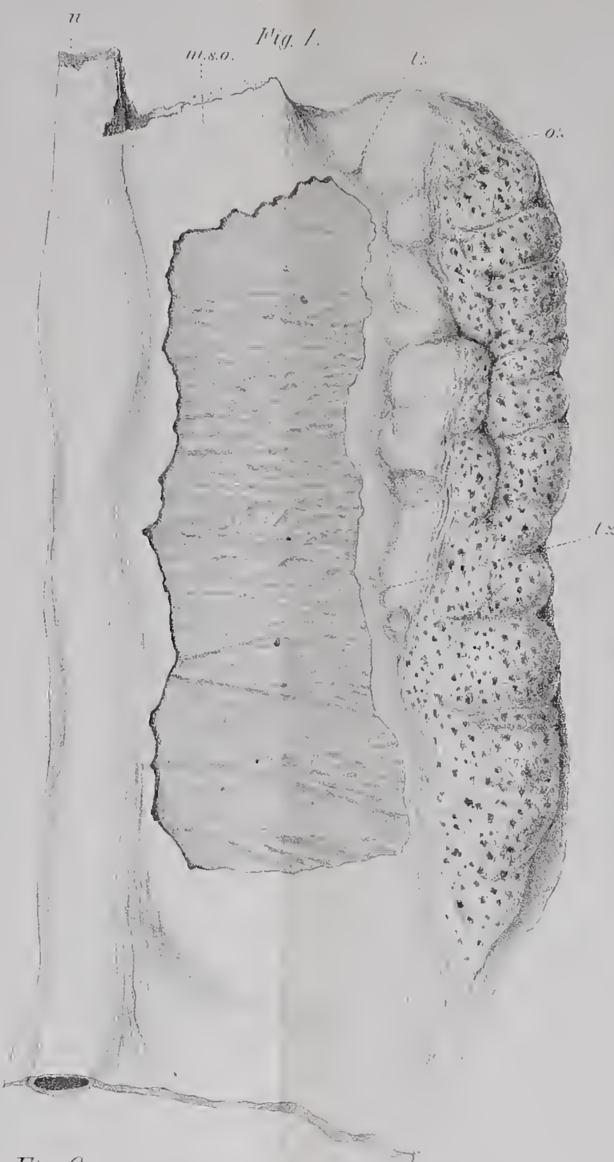

Fig. 9.

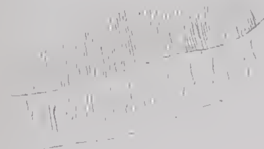

Fig. 2.
o.z.
v
i.g.
a.g.

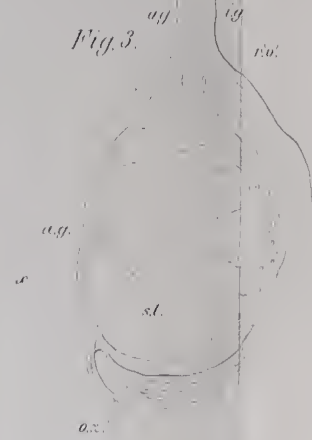

Fig. 8.

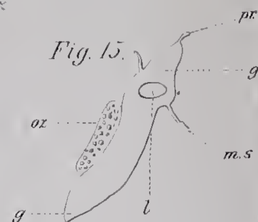



Fig. 6.


n
m.s.o.
Fig. 1.
t.z.
o.z.
t.z


Fig. 5.


Fig. 3.
a.g.
i.g.
r.o.
a.g.
s.t.
o.z.


Fig. 15.
pr.o
g'
oz
m.s
g
l

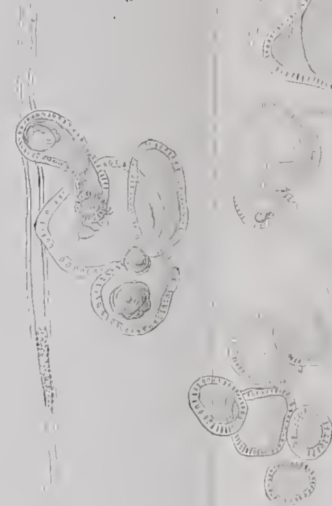

Fig. 4.


Fig. 13.
c
r.o'


Fig. 14.
m.s


Fig. 11.
a
c
b


Fig. 12.
a
c
b

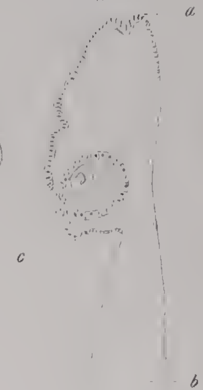

Fig. 10.
a
c
b

Fig. 7.

Taf. IX.

Fig. 1.



Fig. 2.

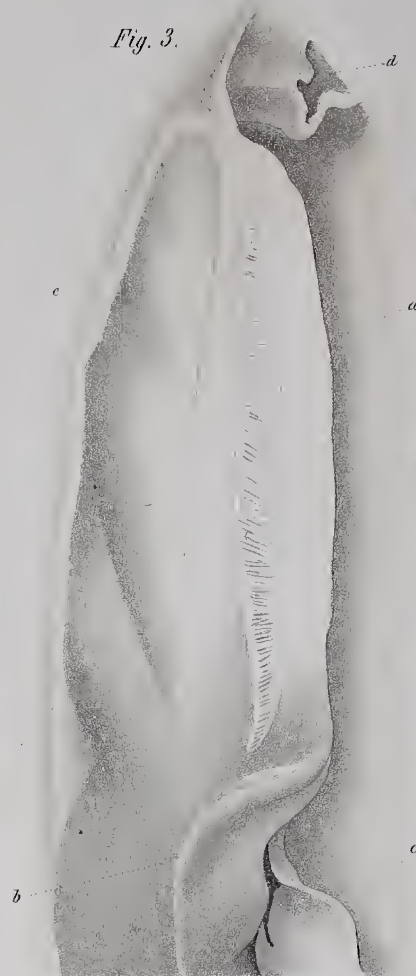


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

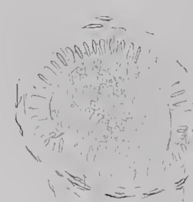


Fig. 6.

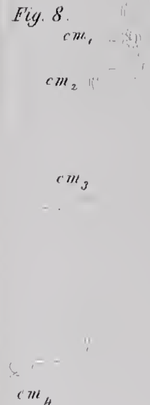


Fig. 8.

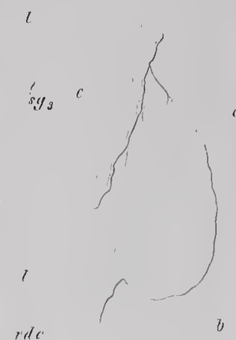


Fig. 7.



Fig. 9.



Fig. 11.

Fig. 10.

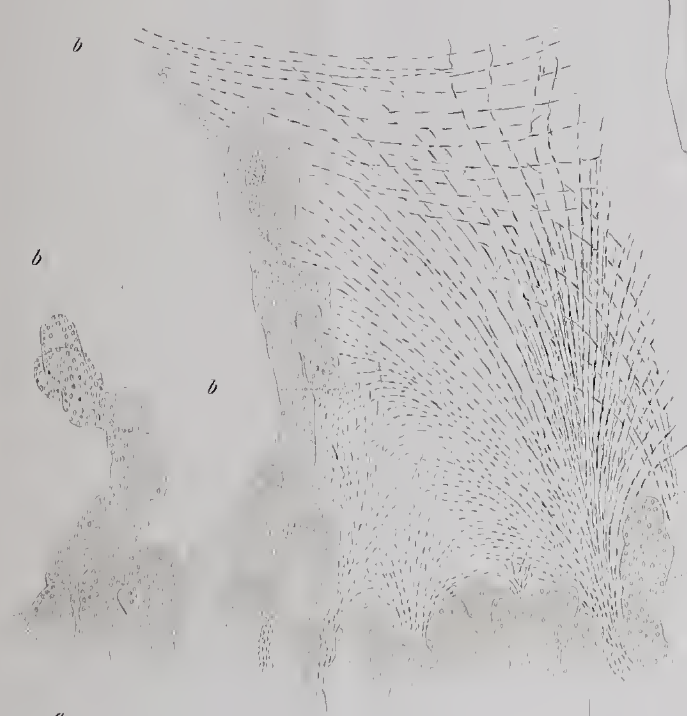


Fig. 12.

Taf. X.



Fig. 1.

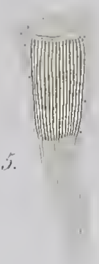


Fig. 2.



Fig. 3.


Fig. 4.


Fig. 5.

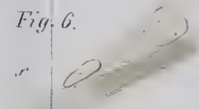


Fig. 6.


Fig. 7.



Fig. 8.


Fig. 9.



Fig. 10.

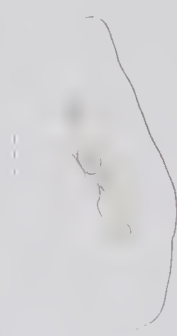

Fig. 11.


Fig. 12.

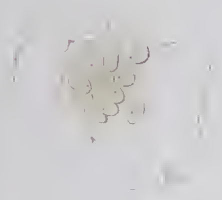
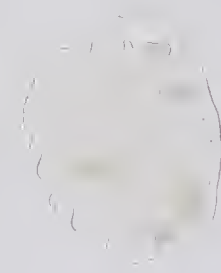
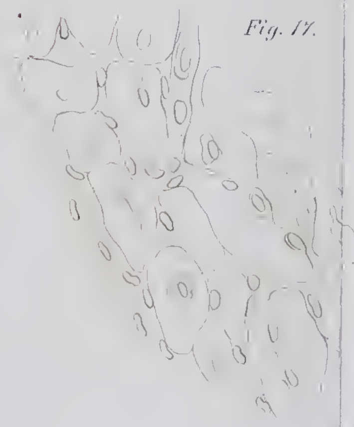

Fig. 13.


Fig. 14.


Fig. 15.


Fig. 16.


Fig. 17.

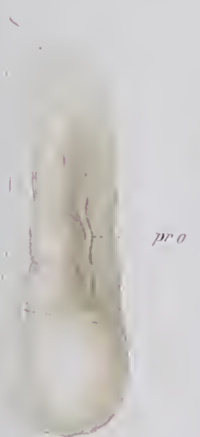


Fig. 18.

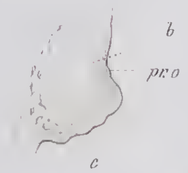


Fig. 19.

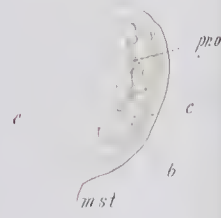


Fig. 20.


Fig. 21.

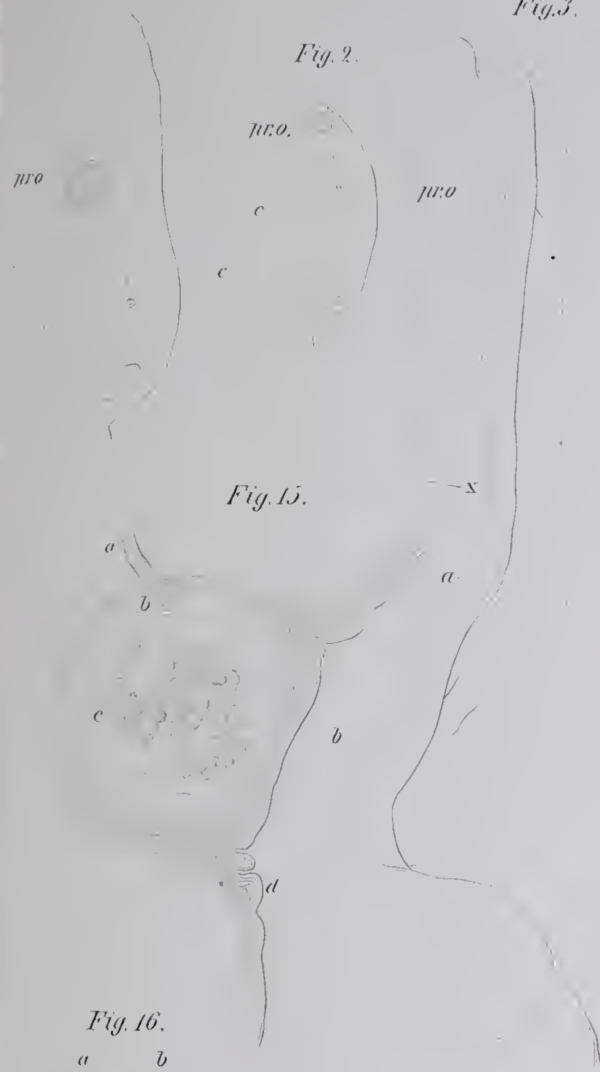

Fig. 22.

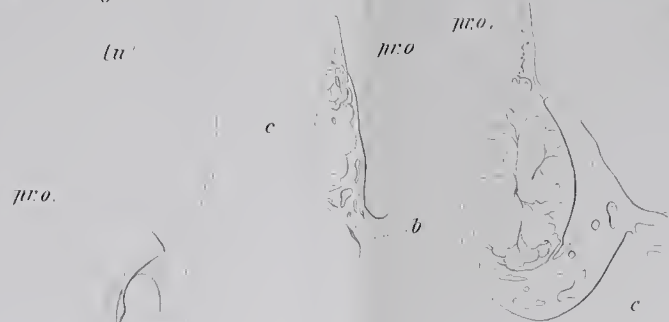

Fig. 23.


Fig. 24.


Fig. 25.


Fig. 26.


Fig. 1.
pro
Fig. 2.
pr.o.
pr.o
Fig. 3.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 18.


Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
pr.o.

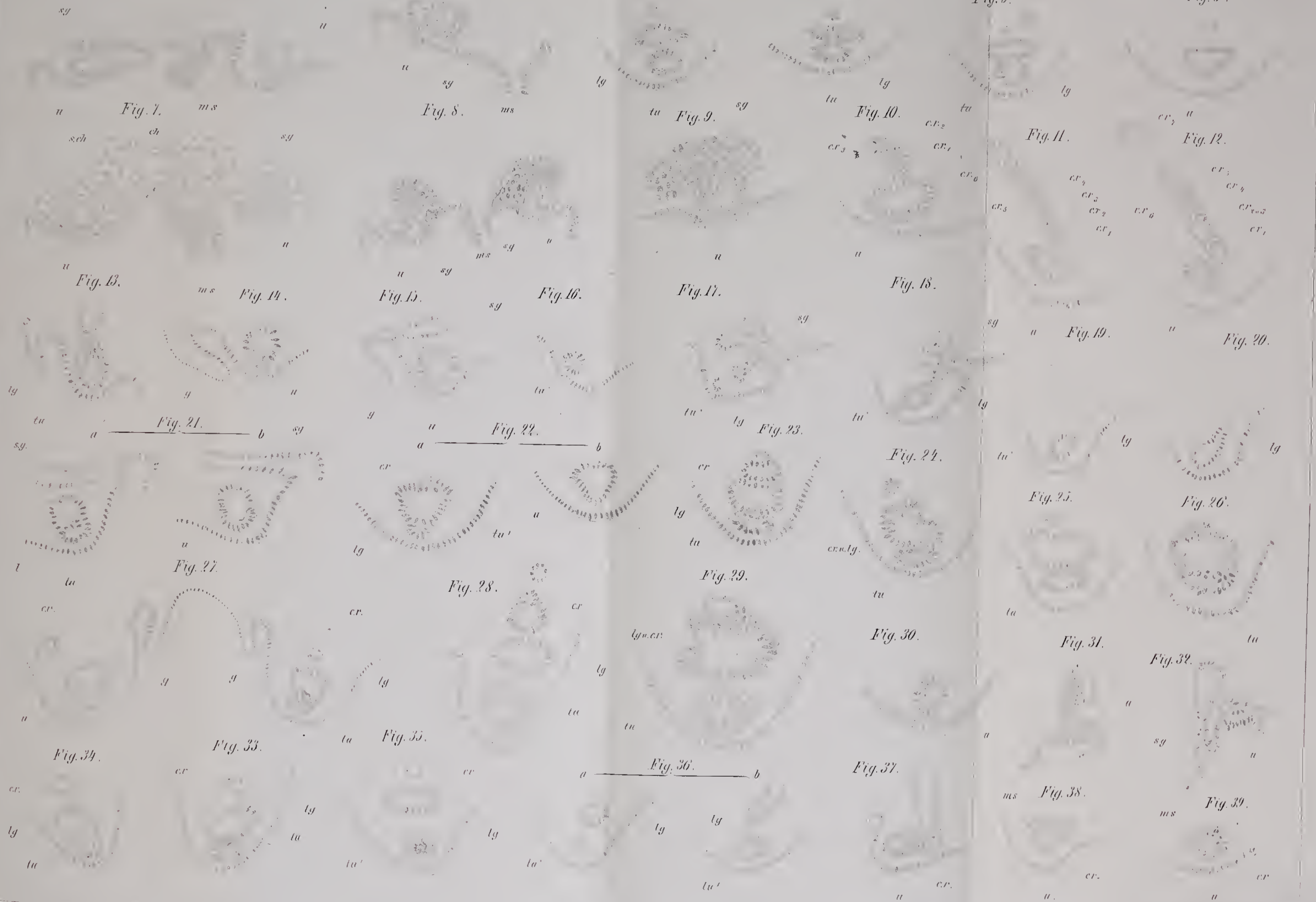

Taf. XII.
Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 18.
Fig. 19.
Fig. 20.
Fig. 21.
Fig. 22.
Fig. 23.
Fig. 24.
Fig. 25.
Fig. 26.
Fig. 27.
Fig. 28.
Fig. 29.
Fig. 30.
Fig. 31.
Fig. 32.
Fig. 33.
Fig. 34.
Fig. 35.
Fig. 36.
Fig. 37.
Fig. 38.
Fig. 39.

Fig. 1.
cr₃ cr₂ cr₁ l cr₃

Fig. 2.
cr₂ cr₁ l cr₃

Fig. 3.
l, cr₁ u cr₂
mc

Fig. 4.
cr
mc
sg
a u

Fig. 5.
cr

Fig. 6.
cr x sg mc u

Fig. 7.
a g g' a ms a

Fig. 8.
a

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.
a

Fig. 12.
a

Fig. 13.
b f a

Fig. 14.
u

Fig. 15.
sg cr l sg

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.
a

Fig. 19.
tr sg ms a c b

Fig. 20.

Fig. 21.
b a a

Fig. 22.

Fig. 23.

Fig. 24.
or

Fig. 25.
a a

Fig. 26.
a

Fig. 27.

Fig. 28.
a a

Fig. 29.
x x d x

Fig. 30.
a b a c b a c

Fig. 31.

Fig. 1. cr_3 cr_2 cr_1 l cr_3

Fig. 2. cr_2 cr_1 l cr_3

Fig. 3. $l_a, cr_1, a\, cr_2$ mc

Fig. 4. cr mc sg a u

Fig. 5. cr

Fig. 6. cr x sg mc u

Fig. 7. a g g a ms a

Fig. 8. a

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11. a

Fig. 12. a

Fig. 13. f. a

Fig. 14. a b

Fig. 15. sg cr l sg

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18. a

Fig. 19. tr sg a ms c b

Fig. 20.

Fig. 21. b a a

Fig. 22.

Fig. 23.

Fig. 24. ov a

Fig. 25. a

Fig. 26. a

Fig. 27.

Fig. 28. a a

Fig. 29. x x d x

Fig. 30. a b a c b a c

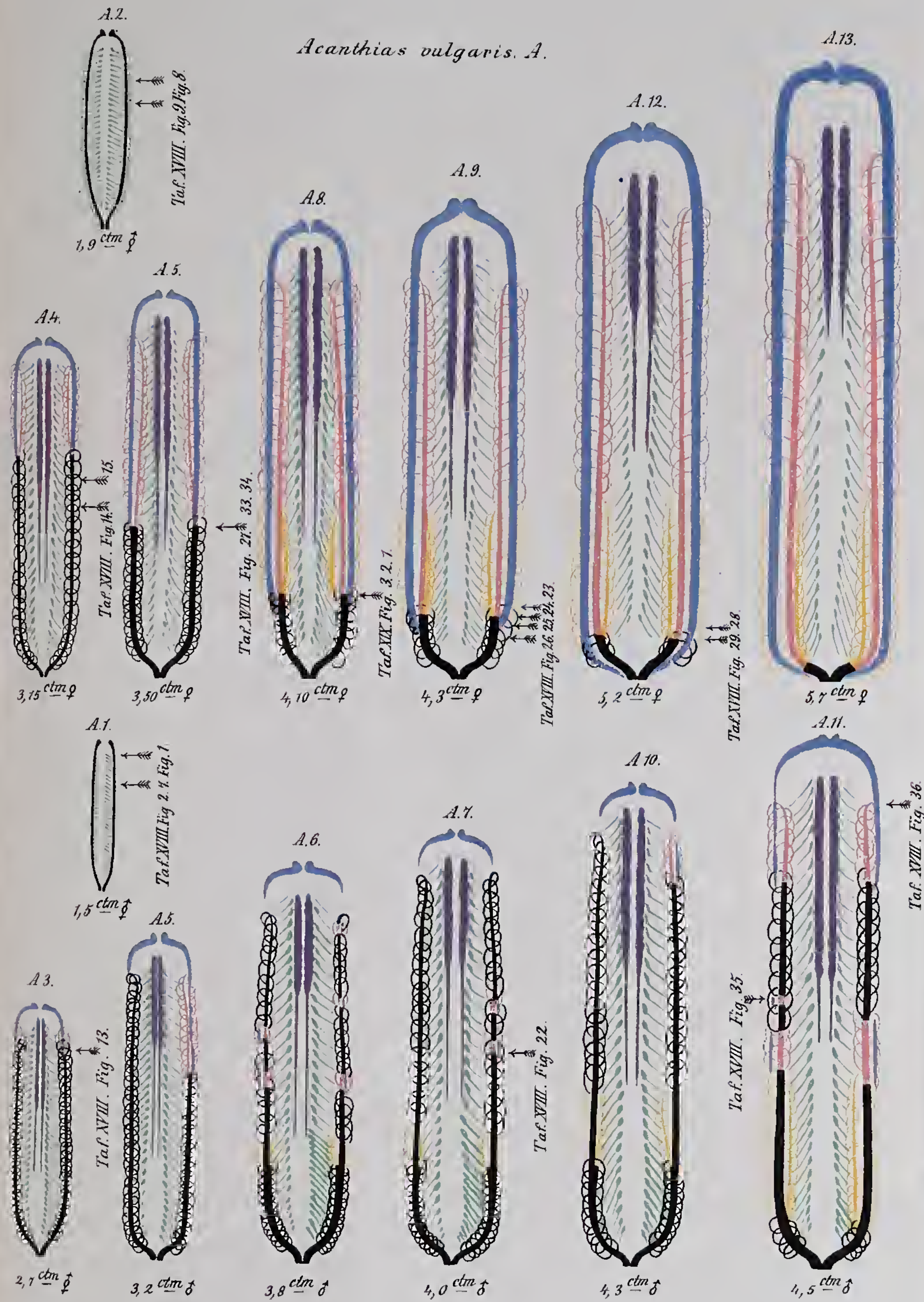
Fig. 31.

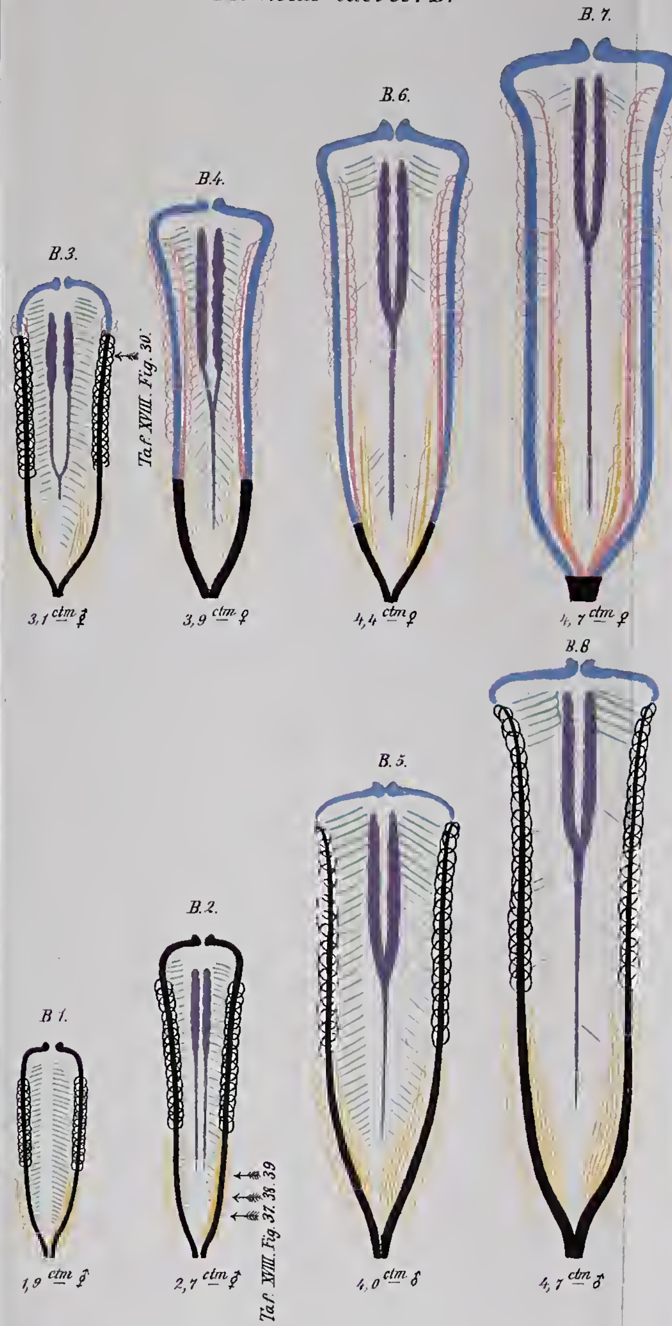
Fig. 1. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 7. Fig. 8. Fig. 10. Fig. 11.

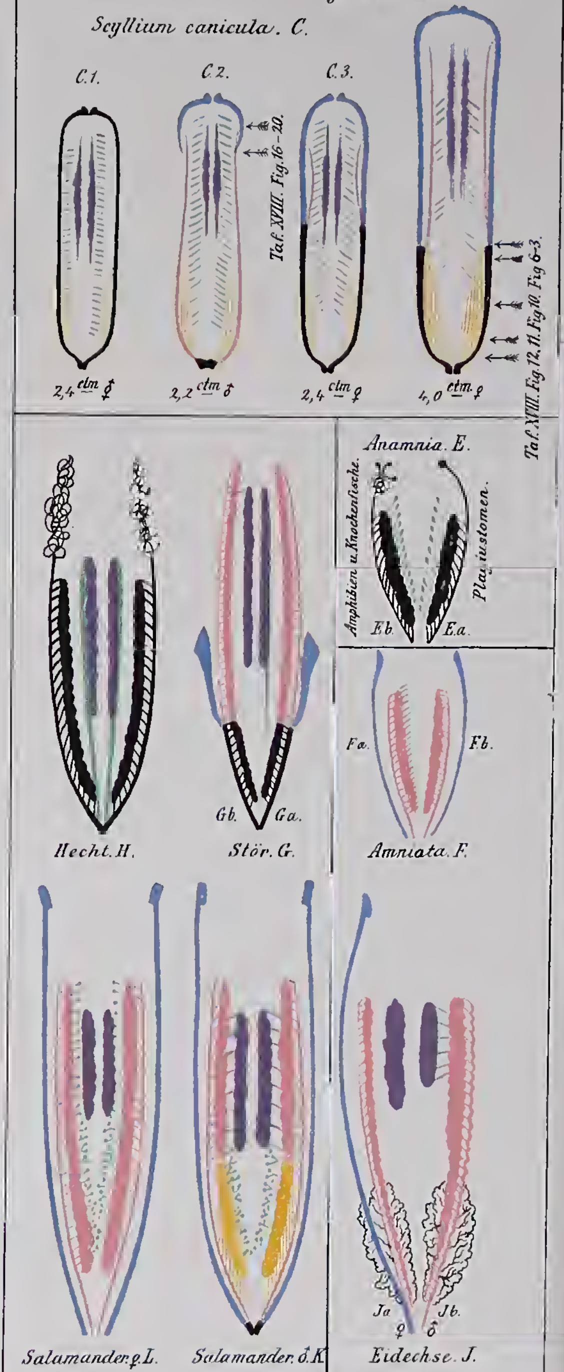
Fig. 3. Fig. 6. Fig. 9.

Fig. 2. Fig. 16. Fig. 15. Fig. 14. Fig. 13. Fig. 12.

Fig. 23. Fig. 22. Fig. 21. Fig. 20. Fig. 19. Fig. 18. Fig. 17.







Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

